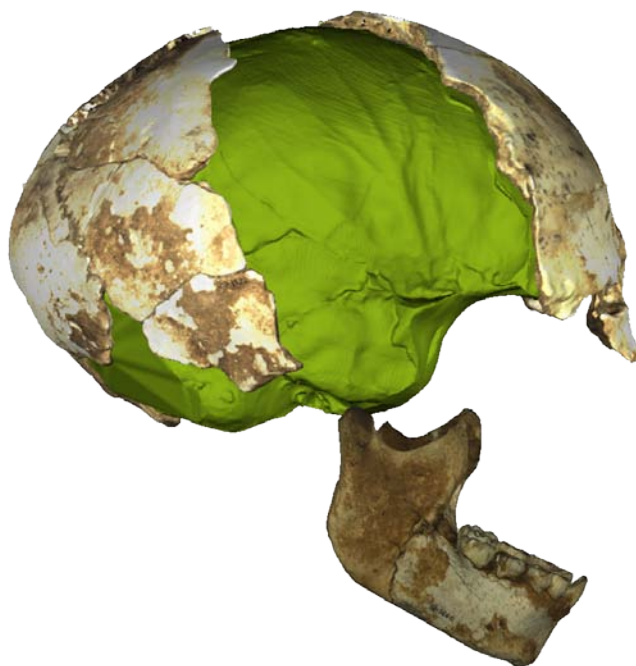


**PALEONEUROLOGÍA COMPARADA DE  
LOS LINAJES NEANDERTAL Y SAPIENS.  
NUEVAS EVIDENCIAS APORTADAS POR LOS  
FÓSILES DE EL SIDRÓN (ASTURIAS)**



**TESIS DOCTORAL**

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR EN BIOLOGÍA

PRESENTADA POR

**ANTONIO GARCÍA TABERNEIRO**

Abril 2018

**Director: Dr. Antonio Rosas González**  
Museo Nacional de Ciencias Naturales  
Consejo Superior de Investigaciones Científicas

**Tutora: Dra. Ángela Delgado Buscalioni**  
Departamento de Biología. Facultad de Ciencias  
Universidad Autónoma de Madrid

## CONTENIDO

### AGRADECIMIENTOS

LISTADO DE PUBLICACIONES.....	1
RESUMEN.....	2
ABSTRACT.....	6
CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN.....	10
1.1. PLANTEAMIENTO DE LA TESIS.....	11
1.2. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS .....	12
1.2.1. Hipótesis.....	12
1.2.2. Objetivos .....	13
1.3. ANATOMÍA ENDOCRANEAL .....	14
1.1.1. Estructuras anatómicas endocraneales.....	14
1.1.2. Anatomía endocraneal en homínidos fósiles .....	19
1.1.2.1. <i>Circulación venosa intracraneal</i> .....	19
1.1.2.2. <i>Asimetrías hemisféricas: petalias</i> .....	22
1.1.2.3. <i>Surcos y giros: implicaciones funcionales</i> .....	23
2.1. MATERIALES .....	27
2.1.1. El Sidrón .....	27
2.1.2. Otros homínidos fósiles .....	54
2.1.3. <i>H. sapiens</i> anatómicamente moderno .....	55
2.1.4. Otros primates.....	57
2.2. MÉTODOS.....	57
2.2.1. Técnicas de Antropología Virtual .....	57
2.2.2. Disección anatómica: relaciones tejido blando/duro .....	59
2.2.4. Morfometría geométrica .....	63
2.2.5. Tratamiento estadístico de los datos .....	65



<b>CAPÍTULO 3. RESULTADOS .....</b>	<b>67</b>
<b>3.1. CONTEXTO Y PALEOANTROPOLOGÍA DE EL SIDRÓN.....</b>	<b>67</b>
<b>3.2. LÓBULOS OCCIPITALES.....</b>	<b>79</b>
<b>3.3. OCCIPITAL JUVENIL SD-2300: CORTEX VISUAL DE NEANDERTALES.....</b>	<b>103</b>
<b>3.4. LÓBULOS TEMPORALES.....</b>	<b>117</b>
<b>3.5. VOLUMEN ENDOCRANEAL DEL INDIVIDUO J1 .....</b>	<b>130</b>
<b>4.1. DISCUSIÓN OBJETIVO 1 .....</b>	<b>158</b>
<b>4.1.1. Asimetrías: patrón de drenaje, petalias .....</b>	<b>158</b>
<b>4.1.2. Configuración de los lóbulos cerebrales.....</b>	<b>163</b>
<b>4.2. DISCUSIÓN OBJETIVO 2 .....</b>	<b>173</b>
<b>4.3. PASOS FUTUROS EN LA INVESTIGACIÓN.....</b>	<b>176</b>
<b>CAPÍTULO 5. CONCLUSIONES .....</b>	<b>178</b>
<b>CAPÍTULO 6. BIBLIOGRAFÍA.....</b>	<b>180</b>

## AGRADECIMIENTOS

En este largo viaje Antonio Rosas es la persona que sin duda merece figurar en primer lugar. No sólo por la dirección de este trabajo, sino porque también me brindó la oportunidad de entrar en el mundo de la Paleoantropología, así como otras muchas para poder continuar en él. Afortunadamente no llegó a negarme la tercera vez antes de que cantase el gallo... Le debo el inapreciable vínculo con la fabulosa colección de El Sidrón, pero quizás, más trascendente, el poder aprender cada día tanto en lo profesional como en lo personal. Tal vez el mejor elogio que le puedo dedicar es que para mí ha sido un maestro.

A Ángela Delgado Buscalioni, mi tutora de la UAM, por su entrega y su disponibilidad, no ha sido fácil luchar contra Sigma, pero lo hemos conseguido. Igualmente a los miembros del tribunal, tanto titulares como suplentes, por su amabilidad por aceptar este cometido.

Aunque breve, quisiera que sonara intenso. Cómo olvidarme de Almudena, tantas horas identificando y de cueva Sidrón, viajes, excavaciones... A pesar de ser cómo soy mil gracias por tanto, por tu paciencia inagotable. Markus, con su gentileza sin límites desde los primeros tiempos, otro gran maestro del cual he aprendido mucho. Bea, restaurando y sonriendo y siempre con la palabra amable. Dani, Fran, Laura, Anabel, aquellos del cuartito de la primera hornada que poco a poco fueron emergiendo y alegrando el gabinete. Rosa, otra ya de los nuestros, también han sido horas de excavación, de ordenadores y de *austeridad*. Igualmente a Luis, interesantes debates que espero continúen. Mucha más gente queda en mi memoria, aunque no figuréis aquí, no significa ingratitud. De todos he sentido siempre vuestro apoyo y ayuda, he recibido ánimo y calor para seguir adelante. Y por si no siempre lo ha dejado claro, de verdad gracias.

Sin duda debo mucho también a Angel Peña, fuente inagotable de aprendizaje anatómico, fructíferas colaboraciones, sin olvidar la valiosa oportunidad de las disecciones. A Marco de la Rasilla, siempre hospitalario en El Sidrón, por hacer que esa cueva y esos momentos formen ya parte del equipaje de alma. A ello también le ayudaron tantos como excavaron allí. A David Cano y Aurora Camarero y el personal de la Ruber, por su disposición permanente.

Varias excavaciones forman parte también de este camino; sería demasiado largo citar a tantas personas con las que compartí infinidad de buenas experiencias y de las que tanto aprendí. Sin embargo no puedo olvidar a Palmi, Pep y Roser,

más que compañeros de excavación, por los momentos compartidos y los que vendrán.

Entrando en lo personal Sergio, amiguito y hombre geólogo, ya sabes que gracias a ti empezó todo. Los buenos tiempos de Ramales siempre en la memoria. Abel, compay y apoyo constante en las grandes tormentas. Oscar, Jorge, amistad ya a prueba de todo, por lo que me habéis aguantado y lo que os queda.

Elena, A y  $\Omega$ , sólo tú lo sabes todo, por siempre dos trepadores azules en Banská Bystrica. Luis y Gloria me adoptaron, difícil encontrar más generosidad, nunca podré pagarles tanto; para el resto de esa gran familia solo puedo tener gratitud eterna.

F. Mielgo y J.L. Martorell fueron piezas clave en superar los escollos del camino y aligerar la mochila. Gracias a ellos este largo recorrido tiene otro significado mucho más profundo y duradero.

Inma, por el apoyo constante, la ilusión renovada y las fotos, las que aún me debe y las cenas que quedaron impagadas; el cuadro de El Escorial sigue esperando respuesta. A pesar de todo, gracias infinitas.

Numerosos investigadores e instituciones han contribuido generosamente a los diferentes trabajos científicos aquí incluidos proporcionando acceso a diferentes tipos de datos, medios o conocimiento, y aunque están recogidos en los agradecimientos de los correspondientes artículos, vaya desde aquí también mi gratitud. Esta investigación ha sido posible gracias a la financiación de los proyectos del Plan Nacional CGL2012-36682 y CGL2016-75109-P del Ministerio de Economía y Competitividad, y al Convenio Principado de Asturias-Universidad de Oviedo y MNCN-CSIC.

*In memoriam:*

Nieves López, el primer eslabón, a su generosidad debo el contacto con Antonio.

Javier Fortea, entrañable y sabio Javier, unido para siempre a El Sidrón en el recuerdo. Su espíritu en la cueva.

## LISTADO DE PUBLICACIONES

Esta Tesis, que se presenta como compendio de artículos, se basa en las siguientes publicaciones:

**García-Tabernero A**, Peña-Melian A, Rosas A (2018) Primary visual cortex in neandertals as revealed from the endocranial features of the occipital remains from El Sidrón site. **Journal of Anatomy**. DOI: 10.1111/joa.12812.

Rosas A, Ríos L, Estalrich A, Liversidge H, **García-Tabernero A**, Huguet R, Cardoso H, Bastir M, Lalueza-Fox C, de la Rasilla M, Dean C (2018) Response to Comment on "The growth pattern of Neandertals, reconstructed from a juvenile skeleton from El Sidrón (Spain)". **Science** 359: eaar3820.

Rosas A, Ríos L, Estalrich A, Liversidge H, **García-Tabernero A**, Huguet R, Cardoso H, Bastir M, Lalueza-Fox C, de la Rasilla M, Dean C (2017) The growth pattern of Neandertals, reconstructed from a juvenile skeleton from El Sidrón (Spain). **Science** 357: 1282-1287.

Rosas A, Peña-Melián A, **García-Tabernero A**, Bastir M, de La Rasilla M (2014) Temporal Lobe Sulcal Pattern and the Bony Impressions in the Middle Cranial Fossa: The Case of the El Sidrón (Spain) Neandertal Sample. **The Anatomical Record** 297: 2331-2341.

Rosas A, Peña-Melian A, **García-Tabernero A**, Bastir M, de la Rasilla M (2013) Temporal lobe surface anatomy and the bony relieves in the middle cranial fossa. The case of the El Sidrón (Spain) Neandertal sample. In **3rd Annual Meeting of the ESHE** (European Society for the Study of Human Evolution), pp. 192. Vienna (Austria).

Rosas A, Estalrich A, **García-Tabernero A**, et al. (2012) Les Néandertaliens d'El Sidrón (Asturies, Espagne). Actualisation d'un nouvel échantillon. **L'anthropologie** 116, 57-76.

Peña-Melián A, Rosas A, **García-Tabernero A**, Bastir M, de La Rasilla M (2011) Paleoneurology of Two New Neandertal Occipitals from El Sidrón (Asturias, Spain) in the Context of *Homo* Endocranial Evolution. **The Anatomical Record** 294: 1370-1381.

Bastir M, Rosas A, **García-Tabernero A**, Peña-Melián A, Estalrich A, de la Rasilla M, Fortea J. (2010) Comparative morphology and morphometric assessment of the Neandertal occipital remains from the El Sidrón site (Asturias, Spain: years 2000-2008). **Journal of Human Evolution** 58, 68-78.

Rosas A, Peña-Melian A, **García-Tabernero A**, Bastir M, de la Rasilla M, Fortea J (2008) Endocranial occipito-temporal anatomy of SD-1219 from the Neandertal El Sidrón site (Asturias, Spain). **The Anatomical Record** 291: 502-512.

## RESUMEN

Se aborda en esta Tesis Doctoral un estudio paleoneurológico centrado en la especie humana extinta *Homo neanderthalensis* (neandertales) mediante el análisis de los restos craneales del yacimiento de El Sidrón (Asturias). La especie *Homo sapiens* (en adelante sapiens) será la principal referencia comparativa, teniendo en cuenta además otros humanos fósiles que aportarán el contexto evolutivo; así mismo se ha contado con otros primates cuando ha sido necesario, principalmente del género *Pan*.

El marco teórico en el que se basa este trabajo supone que la encefalización en homínidos ha seguido trayectorias evolutivas diferentes (Bruner et al., 2003). Se puede llegar a un nivel de encefalización similar, como el que presentan neandertales y sapiens, aumentando el tamaño total del encéfalo, pero incrementando de forma diferencial unas u otras áreas de la corteza cerebral, es decir con variación en la forma del cerebro. En cualquier caso el proceso de encefalización lleva asociada necesariamente una reorganización cerebral. Esta Tesis Doctoral pretende por un lado aportar evidencias para ayudar a responder a la pregunta de cómo se manifiesta esta reorganización en el cerebro y la anatomía endocraneal neandertal. Por otro lado, indagará en la naturaleza de las diferencias con otros homínidos, especialmente con sapiens, y las posibles implicaciones funcionales.

Los objetivos generales de esta Tesis Doctoral serán, por una parte, caracterizar y describir determinados restos craneales relevantes de El Sidrón, principalmente a nivel endocraneal. Y por otra, realizar un estudio comparado anatómico y funcional, entre el encéfalo neandertal y el de *H. sapiens* y otros homínidos, con un enfoque paleoneurológico y evolutivo.

Al tratarse de restos fósiles, la principal fuente de información vendrá dada por el reflejo en el hueso de las relaciones entre las diferentes estructuras anatómicas de la cavidad endocraneal, como son el encéfalo, meninges, venas, arterias y nervios, y el cráneo (relaciones tejido blando-hueso). En consecuencia aquellos elementos anatómicos susceptibles de dejar huella ósea en la cavidad endocraneal serán necesariamente los principales objetos de estudio de esta Tesis.

La investigación paleoneurológica se ha llevado a cabo a través del estudio de la superficie endocraneal de los fragmentos de occipital SD-1219, SD-1149 y SD-370a, además de SD-2300, que se cita aparte por la particularidad de pertenecer a un individuo juvenil, El Sidrón J1. Así mismo los temporales SD-1219, SD-359 y SD-315. Este trabajo se ha centrado por tanto en los lóbulos y regiones occipital y temporal, quedando para posteriores trabajos el estudio de los lóbulos frontales y otras estructuras encefálicas como cerebelo, base del cerebro y nervios craneales.

Por lo que respecta a las estructuras anatómicas encefálicas analizadas, tres aspectos principales se han tratado: las petalias (asimetrías hemisféricas), el sistema de drenaje venoso (senos de la duramadre) y los surcos y circunvoluciones cerebrales (caracterización y función).

Además, en el caso particular de los restos craneales del Juvenil 1, se ha calculado el volumen endocraneal a partir de varios fragmentos de hueso occipital, parietal, frontal y nasal, para lo cual se ha reconstruido virtualmente el cráneo de este individuo.

La metodología empleada se ha basado en la observación directa de la superficie endocraneal de los fósiles originales así como en el estudio comparado con otros homínidos, especialmente con humanos anatómicamente modernos. Dos herramientas metodológicas han sido claves en este trabajo: las técnicas de la llamada Antropología Virtual y la realización de disecciones, esencial para una comprensión adecuada de las relaciones entre tejido blando/hueso en la cavidad endocraneal. Así mismo la Morfometría Geométrica ha sido fundamental en el desarrollo de los diferentes estudios que componen esta Tesis Doctoral.

Las conclusiones más relevantes pueden resumirse como sigue:

1) Respecto a las petalias o asimetrías hemisféricas, los neandertales manifiestan una clara diferencia con el patrón predominante en otros homínidos —notable predominio de petalia occipital izquierda— mostrando uno de los porcentajes ~~de~~ altos de petalia occipital derecha dentro del género *Homo*.

2) En cuanto a los senos duros o senos de la duramadre, que conforman el patrón de drenaje venoso encefálico, se observa también una marcada asimetría, no sólo sesgada hacia el trayecto del seno sagital-transverso derecho, sino además con un notable distanciamiento de esta vía venosa respecto de la cresta sagital interna, lo cual una vez más distingue a neandertales de otras especies del género *Homo*.

Todo esto sugiere cierta singularidad en la asimetría endocraneal en *H. neanderthalensis* respecto de otros homínidos.

3) En cuanto al lóbulo temporal, la distribución de surcos y giros del mismo es también diferente respecto a sapiens, apreciándose especialmente en la zona del polo, donde son los giros temporales inferior y medio los que la definen mientras que en humanos modernos es el giro superior.

4) En relación a los surcos y giros de la corteza cerebral tanto la disposición y número de los mismos son, en general, similares a los de sapiens. No obstante cabe

destacar algunas diferencias importantes que principalmente se ven en el cortex visual primario, encontrándose que es de mayor tamaño en neandertales que en sapiens, lo cual habría implicado, como resultado funcional más destacado, una mayor agudeza visual en los primeros.

5) La configuración de la fosa occipital (polo occipital) es también diferente en *H. neanderthalensis*, comparada con sapiens, encontrándose una clara inclinación en el eje de las fosas supra en infracalcarina respecto de la cresta sagital, lo cual armoniza perfectamente con la separación del segmento seno sagital-transverso del plano sagital. La forma y organización del cerebro, con implicaciones en áreas funcionales, muestran rasgos distintivos entre las dos especies.

6) El cálculo del volumen endocraneal del individuo inmaduro J1 arroja una cifra que, junto con otros indicadores como son el pequeño tamaño de los senos venosos, la remodelación en la superficie interna del occipital, la profusión y frescura de huellas en las caras endocraneales de frontal y occipital, hace suponer que el cerebro de este individuo estaba todavía en crecimiento, no habiéndose alcanzado el tamaño definitivo que por lo general a esta edad, 7.7 años, ya se ha logrado en sapiens. El desarrollo cerebral y del sistema nervioso en neandertales podría por tanto tener un crecimiento ligeramente distinto a la de sapiens, alargándose en el tiempo respecto a esta especie.

Estas conclusiones apuntan a que, en rasgos generales, los cerebros de neandertales y sapiens son similares (girificación, reorganización, etc), como cabría esperar de especies del género *Homo* altamente encefalizadas. Cabe destacar, sin embargo, que existen diferencias significativas entre ellas fruto de haber seguido trayectorias evolutivas distintas para alcanzar un cerebro de gran tamaño (Bruner et al. 2003), tanto morfológicas como funcionales. La mayor asimetría o lateralización detectada en la anatomía del lóbulo occipital es una de ellas, que se hace especialmente patente en el patrón de los senos duros, fruto posiblemente del tipo de incremento alométrico cerebral en neandertales, donde el modelo básico *Homo* de drenaje venoso se presenta extremado. El cambio en tamaño y forma de sapiens, habría permitido otro tipo de configuración menos restrictiva permitiendo otras variaciones, como un grado menor de asimetría. Por otra parte se ha visto que la distinta orientación del polo temporal entre neandertales y sapiens propuesta por Bastir et al. (2011), supone también diferencias en el resto del lóbulo en cuanto a disposición de giros y surcos, notándose especialmente en la región del polo, ocupada por diferentes giros que en sapiens.

Respecto a los surcos y giros occipitales, se han podido observar también aspectos distintivos en neandertales, si bien dentro de una configuración similar a sapiens. Surcos interesantes evolutivamente como el semilunar (*sulcus lunatus*) y el calcarino (*sulcus calcarinus*), entre otros, han podido ser claramente identificados. El

semilunar se encuentra en posición posterior, alejado de la sutura lambdoidea, siguiendo el patrón que se establece en *Homo*, indicio claro de reorganización desde un hipotético patrón primitivo que se asume como el de grandes simios. El calcarino se ha revelado de mayor tamaño y anchura en neandertales respecto a sapiens, por lo que podemos pensar en un mayor cortex visual primario dada la estrecha asociación de este surco con el mismo. En esto se coincide con lo expresado por Pearce et al. (2013) si bien hemos llegado a estas conclusiones por la vía más directa del estudio de la huella del surco implicado. Discrepamos no obstante de la adaptación a las condiciones de baja luminosidad de latitudes altas como explicación, dado que la muestra de El Sidrón es claramente de latitudes bajas.

Finalmente el volumen endocraneal calculado para el individuo juvenil J1 de 1330 cm<sup>3</sup>, combinado con otros indicadores, muestra que habría conseguido un porcentaje de desarrollo cerebral por debajo de lo que un niño sapiens ya habría alcanzado a esa edad (87.5 frente a 95%). Sin embargo el resto del esqueleto y la dentición siguen un desarrollo similar a sapiens, por lo que proponemos que un ritmo de crecimiento y desarrollo sistema nervioso/cerebro más lento en neandertales respecto a sapiens (Rosas et al., 2017). Si bien este porcentaje ha sido criticado como subestimado en función de la muestra elegida para el promedio de comparación (DeSilva, 2018), otros métodos alternativos arrojan también un porcentaje alejado del valor adulto (Rosas et al., 2017, 2018). Esto junto con otras evidencias (pequeños senos duros, histología endocraneal del occipital, marcadas huellas en las caras internas de frontal y occipital), hacen que mantengamos las conclusiones mencionadas, coherentes con la hipótesis de las diferentes trayectorias evolutivas seguidas por ambas especies en el incremento cerebral, propuesta Bruner y colaboradores (2003).



## ABSTRACT

This work is a paleoneurological study focused on the extinct human species *Homo neanderthalensis* (neandertals) by means of the analysis of the cranial remains from the El Sidrón (Asturias, Spain) site. The species *Homo sapiens* (now on sapiens) will be the main comparative reference, taking into account other human fossils that will provide a larger evolutionary context. Besides, other primates have been used when necessary, mainly from the genus *Pan*.

The theoretical framework on which this work is based assumes that encephalization in hominins has followed different evolutionary trajectories (Bruner et al., 2003). A similar level of encephalization can be achieved, such as that of neandertals and sapiens, increasing the total size of the encephalon, but differentially expanding one or other areas of the cerebral cortex, that is, with variation in the shape of the brain. In any case, the encephalization process necessarily involves brain reorganization. This Ph. Thesis aims to provide evidence to help answer the question of how this reorganization manifests itself in the brain and neandertal endocranial anatomy. On the other hand, it will investigate the nature of the differences with other hominins, especially with sapiens, and the potential functional implications.

The general objective of this work will be to characterize and describe at the endocranial level certain cranial remains relevant to El Sidrón. A comparative anatomical and functional study, between the neandertal and *H. sapiens* brains and other hominins, with a paleoneurological and evolutionary approach, has been carried out.

When dealing with fossil remains, the main source of information lies on the relationships between the different anatomical structures of the endocranial cavity, such as the brain, meninges, veins, arteries and nerves, and the skull (relationships soft tissue-hard tissue/bone). Consequently, those anatomical elements capable of leaving a bone imprint in the endocranial cavity will necessarily be the main objects of study of this Thesis.

This paleoneurological research has been carried out through the study of the endocranial surface of the occipital fragments SD-1219, SD-1149 and SD-370a, besides SD-2300, cited separately because it has been associated to the juvenile individual El Sidrón J1. The temporal bones SD-1219, SD-359 and SD-315 have been also part of the study. Therefore, this work has focused on the lobes and regions of the occipital and temporal bones, leaving the study of the frontal lobes and other brain structures such as cerebellum, brain base and cranial nerves for further research.

Regarding the analyzed brain anatomical structures, three main aspects have been addressed: the petalias (hemispheric asymmetries), the venous drainage system (duramater sinuses) and the cerebral sulci and gyri (identification and functional aspects).

In addition, in the particular case of cranial remains of juvenile individual J1, the endocraneal volume has been estimated from the virtually reconstructed skull based on the fossil fragments of occipital, parietal, frontal and nasal bones.

The methodology used has been basically the direct observation of the inner surface of the original fossils as well as the compared study with other hominins, especially with anatomically modern humans. Two methodological tools have been key in this work: the so-called Virtual Anthropology and a series of dissections, which have played an essential role in the adequate understanding of the relationships between soft tissue/bone in the endocraneal cavity. Likewise, Geometric Morphometrics has been fundamental in the development of a variety of morphological analyses.

The most relevant conclusions can be summarized as follows:

1) Regarding the petalias or hemispheric asymmetries, neandertals show a clear difference compared to the predominant pattern of other hominins —dominance of left occipital petalia— showing one of the highest percentages of right occipital petalia within the genus *Homo*.

2) As for the dural sinuses or venous drainage pattern, there is also a marked asymmetry not only biased towards the right sagittal-transverse sinus, but also with a notable distance of this venous trajectory with respect to the internal sagittal crest, which again distinguishes neandertals from other species of the genus *Homo*.

All this suggests a certain singularity in the endocraneal asymmetry in *H. neanderthalensis* with respect to other hominins.

3) As for the temporal lobe, the location of the sulci and gyri is also slightly different with respect to sapiens, especially marked in the area of the pole, where it is the inferior and middle temporal gyri that define it while in modern humans it is the superior temporal gyrus.

4) In relation to the sulci and gyri of the brain, both the arrangement and number of them are similar to those of sapiens. However, it is important to highlight some important differences that are mainly located in the primary visual cortex that revealed larger in neandertals than in sapiens, which would have implied as an important functional result, a greater visual acuity in neandertals.

5) The configuration of the occipital fossa (occipital pole) is also different in *H. neanderthalensis* compared with sapiens, which presents a notable inclination in the supra-infracalcarina fossae axis with respect to the sagittal crest. This fits perfectly with the separation of the segment sagittal-transverse sinuses from the sagittal plane. Distinctive traits between the two species in shape and organization of the brain, including functional implications, have been appreciated.

6) The endocraneal volume of the immature individual J1, together with other indicators such as the small size of the venous sinuses, the remodelling pattern on the of the occipital bone, the profusion and freshness of the imprints on the frontal and occipital bones endocraneal surface, suggests that the brain of this individual was still growing, not having reached the final size that usually at this age of 7.7 years old has already been achieved in *H. sapiens*. Neandertals show an extended period of brain growth with respect to sapiens.

These conclusions suggest that, in general terms, the brains of neandertals and sapiens are similar (gyrification degree, reorganization, etc), as would be expected of highly encephalized *Homo* species. However, it should be noted that there are significant differences both morphological and functional between them as a result of having followed different evolutionary trajectories to reach a large brain (Bruner et al., 2003). The greatest asymmetry or lateralization detected in the anatomy of the occipital lobe is one of them, which is especially evident in the pattern of the dural sinuses; possibly the allometric brain increment found in neandertals extremes the basic *Homo* venous drainage pattern. The change in size and shape in the *H. sapiens* encephalization trajectory, would have allowed a less restrictive configuration allowing other variations, such as a lower degree of asymmetry. On the other hand, the different orientation of the temporal pole between neandertals and sapiens proposed by Bastir et al. (2011), also supposes differences in the rest of the lobe in the disposition of the temporal sulci and gyri, especially notable in the region of the pole, occupied by different gyri than in sapiens.

Regarding the occipital sulci and gyri, it has also been recognized distinctive aspects in neandertals, although in a general configuration similar to sapiens. Evolutionary interesting sulci such as the lunate (*sulcus lunatus*) and the calcarine (*sulcus calcarinus*), among others, have been clearly identified. The lunate sulcus is placed in a posterior position, away from the lambdoid suture, following the pattern established in *Homo*, a clear indication of reorganization from a hypothetical primitive pattern, assumed to be that of great apes. The calcarine sulcus has been revealed to be larger and wider in neandertals than in sapiens, so we can hypothesized a greater primary visual cortex given the close association of this sulcus with it. This finding agrees

with that expressed by Pearce et al. (2013) although we have reached these conclusions through the most direct way of studying the imprint of the sulcus involved. However, we disagree with the adaptation to the conditions of low luminosity at high latitudes as an explanation, given that the sample of El Sidrón can be clearly considered from low latitudes.

Finally, the endocraneal volume calculated for the juvenile J1 of 1330 cm<sup>3</sup>, combined with other indicators, shows that he would have achieved a percentage of brain development below what a sapiens child would have reached at that age (87.5% vs 95%). However, the postcraneal skeleton and the dentition follow a development similar to sapiens. Therefore, we propose a slower rate of growth and development of the nervous system/brain in neandertals than in sapiens (Rosas et al., 2017). This percentage has been criticized as underestimated according to the sample chosen for the comparison average (DeSilva, 2018). However, other methods also show a percentage that is far from an adult value (Rosas et al., 2017, 2018). These data, together with other evidences (small dural sinuses, occipital endocraneal histology, marked traces on the inner surfaces of the frontal and occipital bones), makes us keep the mentioned conclusions, coherent with the hypothesis by Bruner et al. (2003) of the two different encephalization evolutionary trajectories followed by both species.

## CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN

Uno de los aspectos más relevantes en los procesos evolutivos de las diferentes especies del clado humano es la evolución del cerebro, dado que es uno de los factores claramente diferenciadores de este grupo, dentro de un orden —los primates— que ya de por sí presenta un alto grado de encefalización. La evolución del cerebro humano puede caracterizarse por tres grandes rasgos principales: **aumento** encefálico, **reorganización** y **lateralización** cerebrales (Holloway et al., 2003). Nos referiremos a reorganización en el sentido de aquellos cambios en la estructura cerebral que explicarían diferencias funcionales y comportamentales independientes de la variación en el tamaño del cerebro; es decir un conjunto de cambios cuantitativos en este órgano que no serían achacables solamente a un aumento del tamaño del cerebro (Holloway, 2008).

La información más inmediata que proporciona el registro fósil craneal sería la variación del tamaño del neurocráneo, y por tanto del tamaño encefálico. En homíninos es un proceso en el que el cerebro se disocia paulatinamente del tamaño corporal, creciendo a mayor ritmo que este último. Si bien el incremento del tamaño cerebral es un fenómeno presente ya en algunos grupos de mamíferos y especialmente en primates (Jerison, 1973; Jerison, 1979; Shultz y Dunbar, 2010), es en el linaje humano donde se alcanza un cerebro muy por encima de lo esperable para su tamaño corporal (Jerison, 1973; Hofman, 1983; Hawks et al., 2000). Este incremento encefálico, que no ha sido ni gradual ni continuo (Hofman, 1983), se iniciaría ya en el Pleistoceno Inferior, con los australopitecinos (Kappelman, 1996), con un salto significativo en volumen endocraneal que coincide aproximadamente con los primeros representantes del género *Homo*. Existe, además, un consenso general en admitir que este aumento encefálico ha tenido que ir asociado a una reorganización cerebral (si bien el orden no está claro, como se verá más abajo), dado que en mamíferos el grado de plegamiento de la corteza cerebral, o girificación, aumenta generalmente con el tamaño, aunque a diferente escala según órdenes y familias (Hofman, 1985; Zilles et al., 1989; Pillay y Manger, 2007; Kelava et al., 2013; Zilles et al., 2013; Lewitus et al., 2014). Sin embargo aún está debatiéndose el orden o simultaneidad de estos dos procesos trascendentales, aumento y reorganización cerebrales. Así para algunos investigadores, como Falk (1985), por citar uno de los más representativos, el incremento precedería evolutivamente a la reorganización, mientras que para otros esta capacidad de reorganización cerebral antecede, o es simultánea, al aumento del cerebro (Holloway et al., 2003, entre otros).

Centrándonos en la expansión cerebral, hoy día se sabe que han existido diferentes caminos para alcanzar un elevado grado de desarrollo del cerebro. Se puede llegar a un nivel de encefalización similar, como el que presentan neandertales y sapiens (Ruff et al., 1997; Lieberman et al., 2002; Bruner et al., 2003; Klein, 2003; Falk, 2007b; Green et al., 2010), aumentando el **tamaño** total del encéfalo, pero incrementando de

forma diferencial unas u otras áreas y/o lóbulos de la corteza cerebral, es decir con variación en la **forma** del cerebro. Así según Bruner et al. (2003), las citadas especies han seguido trayectorias diferentes logrando un tamaño endocraneal similar pero con formas del encéfalo distintas. En *H. sapiens*, según estos investigadores, es posible reconocer una gran expansión principalmente en los lóbulos parietales, mayor que en otras especies del género *Homo*, mientras que en el linaje neandertal se habría alcanzado una alta encefalización por medio de un simple aumento alométrico del patrón cerebral primitivo.

La potencial reorganización cerebral subyacente en cualquiera de estas vías evolutivas ha despertado el interés de numerosas investigaciones en un intento de esclarecer las similitudes y diferencias, especialmente entre estas dos especies (neandertales y sapiens), dado que han alcanzado el grado más elevado de encefalización dentro del clado humano. Como ejemplo podemos citar recientes estudios que apuntan a un mayor tamaño de las áreas visuales en neandertales comparadas con las de los humanos anatómicamente modernos (Pearce et al., 2013), con posibles implicaciones en comportamientos sociales, si bien esto ha sido cuestionado por otros investigadores (Holloway y Schoenemann, 2014).

### **1.1. PLANTEAMIENTO DE LA TESIS**

Este trabajo presenta un estudio paleoneurológico de la especie humana extinta *Homo neanderthalensis* (King, 1864), inferido a través del examen de algunos de los restos craneales más significativos del yacimiento de El Sidrón (Asturias) y su comparación con la especie *Homo sapiens* (Linnaeus, 1758), tanto por ser la más próxima filogenéticamente dentro del clado humano, como por ser la mejor conocida dentro del género *Homo* en el plano neurológico. Se pretende por tanto aportar luz sobre las estructuras endocraneales encefálicas de neandertales y en último término sobre la evolución del cerebro en el clado humano, para lo cual se abordan tres niveles de análisis y comparación: en un primer nivel con el resto del mundo neandertal; en un segundo con *H. sapiens*, lo que aportará la referencia fundamental para las inferencias funcionales, y en un tercer nivel más amplio, con otros miembros de la tribu *Hominini* (homininos), principalmente especies del género *Homo*, lo que le confiere la dimensión evolutiva.

Por razones de concisión en el texto, se usará indistintamente el término sapiens para referirnos a *Homo sapiens*, al igual que se usa comúnmente el de neandertales para la especie *Homo neanderthalensis*.

Para finalizar, entre varias posibles definiciones de Paleoneurología, en este trabajo la entendemos como aquella disciplina de la Paleontología que estudia la evolución del sistema nervioso, especialmente el cerebro. Emerge de la

Paleoantropología por el interés que despierta la evolución del cerebro en el clado humano, si bien hoy día tiene un más amplio enfoque ya que la evolución del sistema nervioso ha suscitado interés en otros grupos distintos al de los primates.

## **1.2. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS**

La encefalización en homínidos ha seguido trayectorias evolutivas diferentes (Hawks et al., 2000; Manzi et al., 2000b; Bruner, 2004; Rightmire, 2004). La particular forma esférica del cerebro de *H. sapiens*, es un rasgo claramente distintivo asociado al incremento de sus áreas parietales (Bruner et al., 2003). Por contraposición, según esta hipótesis de Bruner, otras especies habrían alcanzado un alto grado de encefalización, como los neandertales, por medio de un aumento del tamaño del cerebro pero con poca variación en las proporciones, es decir incrementando el patrón primitivo. Cabe por tanto preguntarse cómo es este patrón en *H. neanderthalensis*, si es solamente una versión a mayor tamaño de un cerebro primitivo, o existe algún otro rasgo característico.

Por otra parte, el proceso de encefalización lleva asociada una reorganización cerebral, cuestionada por algunos investigadores en los primeros homínidos (Falk, 1980, 1985, por citar solo algunos), pero sin discusión al menos desde el género *Homo* (Holloway et al., 2003; Holloway, 2008; Zilles et al., 2013, entre otros). Hay que plantearse cómo se manifiesta la misma en el encéfalo de neandertales (disposición, número y tamaño de surcos y giros, configuración de lóbulos), así como en el resto de estructuras anatómicas endocraneales (meninges, sistemas circulatorios, nervios, etc). Esta reorganización tiene un efecto visible en la lateralización del cerebro, que se manifiesta en las diferentes asimetrías cerebrales (morfológicas y funcionales), otro aspecto que podría presentarse de forma diferente en neandertales, algunas de cuyas manifestaciones, como la lateralidad manual, ya han sido previamente exploradas en los fósiles de este yacimiento (Estalrich et al., 2012; Estalrich y Rosas, 2013).

Un organismo altamente encefalizado como el neandertal, debe poseer necesariamente una elevada complejidad encefálica. A nivel funcional tanto en la forma de áreas y lóbulos cerebrales (temporal, occipital y frontal) como en la disposición de surcos y circunvoluciones, cabría esperar alguna diferencia, a pesar de la proximidad de estas dos especies humanas, neandertales y sapiens. La naturaleza de estas diferencias, y las posibles implicaciones funcionales, forman otro bloque de preguntas.

### **1.2.1. Hipótesis**

En el presente trabajo nos planteamos por tanto explorar las cuestiones que se exponen a continuación. Así como hipótesis general proponemos:

**Los cerebros de neandertal y sapiens son diferentes morfológica y funcionalmente.** En cuanto a su forma, estas diferencias se manifestarán también a nivel local, en las distintas estructuras endocraneales y encefálicas como **lóbulos, surcos y giros, patrón de drenaje venoso**, etc. Igualmente deben tener su **reflejo a nivel funcional**, fruto de la distinta reorganización cerebral.

Más en detalle, centrándonos en cada área de interés:

- En cuanto al **lóbulo occipital**, testaremos la hipótesis del **mayor tamaño del cortex visual en neandertales** comparado con sapiens, ya sugerida por Holloway (1985) y ampliada por Pearce et al. (2013).
- Respecto al **lóbulo temporal**, la **diferente configuración del polo entre neandertales y sapiens** en tamaño y orientación, mostrada por Bastir et al. (2011) implicaría diferencias en la forma y organización del resto del lóbulo, afectando a la configuración de giros y surcos (localización, tamaño, etc).
- Neandertales y sapiens alcanzan un **cerebro de gran tamaño por caminos diferentes** (Bruner et al., 2003), por tanto cabría esperar que **los patrones de crecimiento cerebral entre neandertales y sapiens sean distintos**, Incidiendo en estas diferencias algunos autores (Gunz et al., 2010; Neubauer et al., 2010), han planteado la existencia de una fase de *globularización* exclusiva de sapiens. Para otros investigadores **estos patrones son básicamente iguales**, poniendo por tanto en duda que el particular crecimiento cerebral sapiens después del nacimiento sea un carácter derivado único de esta especie (Ponce de León et al., 2008; Ponce de León et al., 2016). Testaremos la hipótesis de diferencias en el patrón de encefalización mediante el cálculo del volumen endocraneal de uno de los individuos juveniles de El Sidrón (J1), relacionándolo con el grado de desarrollo postcraneal.

### 1.2.2. Objetivos

Por tanto como **objetivo general** de esta Tesis Doctoral nos planteamos **detectar todas estas diferencias tanto morfológicas como funcionales**, en un contexto y con un significado evolutivo. Estará necesariamente limitado a aquellas estructuras anatómicas susceptibles de dejar huella ósea.

Como **objetivos específicos** planteamos:

**1- Describir con un enfoque paleoneurológico, la anatomía endocraneal de algunos de los restos más significativos de El Sidrón**, y su comparación con



sapiens, como principal referencia, y otros homínidos (contexto evolutivo). Particularmente nos centraremos en occipitales y temporales. Esto se hará a través del estudio de las huellas óseas, ya que la relación física entre tejido blando (encéfalo, meninges, venas, arterias, nervios) y la superficie endocraneal del hueso genera una serie de improntas en la misma, único referente paleoneurológico directo que nos puede ofrecer un fósil. Su análisis aportará datos anatómicos y morfológicos de los tejidos blandos del neurocráneo como base para estudios comparados, así como para llegar a conclusiones funcionales.

Se consideran tres aspectos fundamentales a estudiar por la visibilidad de las improntas en la cara endocraneal:

- **Circulación venosa: senos de la duramadre** especialmente, de marcada y ubicua huella ósea en occipitales y temporales.
- **Asimetrías hemisféricas: petalias y torsiones.** Es decir las diferencias en tamaño y forma (proyección, rotación) de los hemisferios cerebrales, que pueden detectarse en los huesos frontal y occipital, especialmente en este último.
- **Circunvoluciones cerebrales: giros y surcos.** También presentes en la cara endocraneal, en diferente grado, especialmente en los huesos frontal, temporal, esfenoides y occipital. La identificación y análisis de estas impresiones están implicados directamente con los aspectos funcionales del cerebro.

**2- Calcular el volumen endocraneal del individuo juvenil J1.** A partir de ahí se obtendrán inferencias sobre el crecimiento y desarrollo de su sistema nervioso y en neandertales. Para lo cual será necesario generar una reconstrucción virtual del cráneo a través de los fragmentos conservados (frontales, nasales, parietales y occipitales) para luego calcular su volumen endocraneal.

### **1.3. ANATOMÍA ENDOCRANEAL**

#### **1.1.1. Estructuras anatómicas endocraneales**

Al hablar la anatomía endocraneal nos referimos a aquellas estructuras anatómicas contenidas en el neurocráneo, localizado por encima del viscerocráneo, y está delimitada por los huesos frontal, etmoides, esfenoides, temporal, parietal y occipital. Contiene como elementos principales, la parte superior del sistema nervioso (encéfalo y nervios), las meninges que lo recubren y los sistemas sanguíneos arterial y venoso asociados.

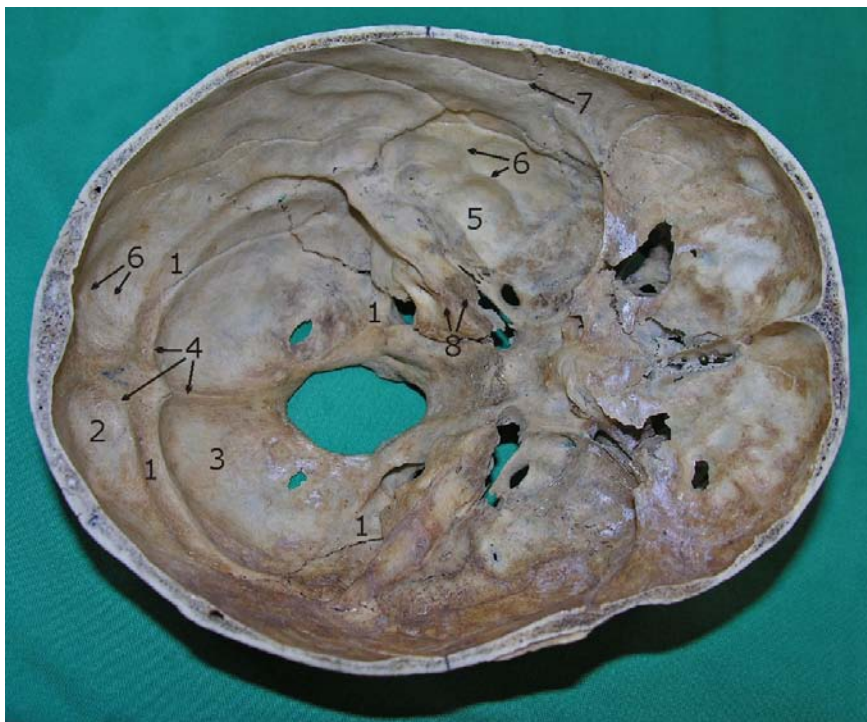
Los tejidos blandos por lo general no fosilizan, pero sí son susceptibles de dejar huella en el hueso, fruto de las diversas relaciones que establecen con él. Por tanto este trabajo queda acotado en dos sentidos: por un lado se circunscribe a aquellas estructuras capaces de dejar algún tipo de impronta observable en la cara endocraneal (ej. senos venosos, surcos y giros, etc). Por otro al estado de conservación de cada fragmento fósil craneal (ej. la parte del cerebelo apenas está presente en los fósiles estudiados).

Como se ha mencionado, las relaciones tejido blando-hueso pueden ser de diversa naturaleza. Así los diferentes componentes encefálicos, especialmente el cerebro, y en parte el cerebelo, ejercen presión durante su desarrollo sobre la porción endocraneal de un hueso también en crecimiento, y como consecuencia que quedan impresos los negativos de las circunvoluciones y surcos (*sulci* y *gyri* en la nomenclatura médica habitual) en forma de canales y crestas óseas, y también, en menor medida, de algunas fisuras cerebelosas. Las meninges se encargan de sustentar y proteger al encéfalo, envolviéndolo, y compartimentan parcialmente la cavidad endocraneal, tendiéndose por este espacio intracraneal desde las diferentes zonas de anclaje en el hueso, donde ejercen considerable tensión, dando como resultado crestas óseas muy marcadas en el endocráneo, especialmente notables en el occipital, donde se fijan las hoces del cerebro y cerebelo y la tienda del cerebelo. Además una de las meninges, la aracnoides, produce unas expansiones conocidas como granulaciones aracnoideas o de Pacchioni, para intercambio de líquido cefalorraquídeo con el sistema venoso; estas evaginaciones de la aracnoides en la díploe dejan también depresiones reconocibles. Los grandes cursos venosos intracraneales, especialmente los senos de la duramadre, dejan también unas improntas muy marcadas en forma de grandes surcos. Ocurre también con las arterias, si bien tienen menor tamaño. De especial interés son los árboles que la arteria meníngea media dibuja en el parietal principalmente. Venas y arterias emisarias perforan el hueso a través de forámenes de diferente tamaño (entre los que destaca el de la vena emisaria mastoidea). Las huellas dejadas por los diferentes nervios son también en ocasiones reconocibles, pero en menor medida dada la ausencia del componente de presión/tensión sobre el hueso que caracteriza a otras estructuras anatómicas intracraneales. En la Figura 1 se pueden apreciar diversos tipos de huellas óseas originadas por las estructuras mencionadas.

En consecuencia este trabajo se centrará, en cuanto a anatomía endocraneal se refiere (dejando aparte los aspectos morfológicos abordados), esencialmente en el cerebro y los senos de la duramadre, donde, a través del estudio indirecto de sus huellas óseas, se abordarán los 3 aspectos mencionados en el Objetivo 1: patrón de drenaje venoso, asimetrías y circunvoluciones cerebrales. Ocasionalmente se hará referencia a otros componentes encefálicos, como el cerebelo, o bien a nervios u otros elementos anatómicos. Desde el punto de vista de las tres fosas en que puede ser dividida la

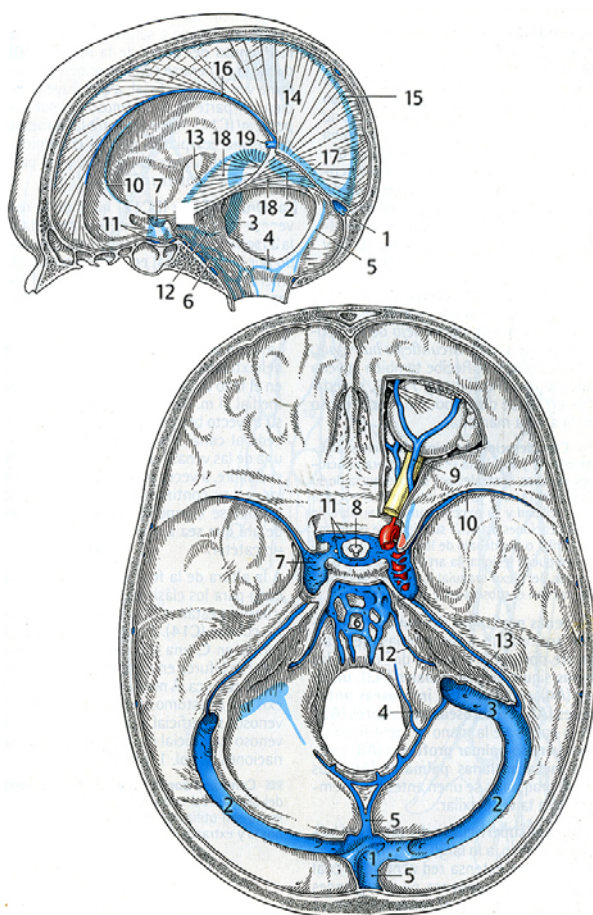
cavidad endocraneal, fosa anterior, donde se alojan los lóbulos frontales del cerebro, media (lóbulos temporales), y posterior (lóbulos occipitales y cerebelo), este trabajo se centrará en las fosas craneales media y posterior.

Los senos duros o senos de la duramadre son los de mayor calibre y dejan una huella ósea profunda y reconocible (Fig. 1). En ellos desembocan la mayoría de las venas intracraneales y venas diplóicas, y su nombre hace referencia a su asociación con esta meninge, que es una de las tres envolturas que envuelven al encéfalo: la más externa, paquimeninge o duramadre, estando la más interna, o leptomeninge, compuesta por aracnoides y piamadre. Los senos duros no tienen paredes propias ni válvulas, sino que están delimitados por el periostio óseo y la duramadre, de ahí su nombre. La gran tensión de las meninges hace que su anclaje en el hueso sea también muy reconocible, generando unas crestas óseas notables en la cavidad endocraneal; crestas que serán dobles, para definir de esta manera el seno venoso al insertarse dos láminas de la duramadre que acaban confluyendo, conformando así el espacio por donde circulará la sangre venosa. El espacio entre estos dos relieves o crestas da una idea del calibre del seno venoso (Fig. 1).



**Figura 1.** Vista endocraneal con las principales huellas óseas estudiadas en las fosas craneales media y posterior: 1- senos duros. 2- fosas occipitales del cerebro. 3- fosas cerebelosas. 4- crestas de inserción de las meninges (hoz del cerebro, del cerebelo, tienda del cerebelo). 5- fosas temporales. 6- circunvoluciones y surcos. 7- arterias meníngeas medias. 8- impresión del nervio trigémino.

Los principales senos de la duramadre son el seno sagital superior (SSS), sagital inferior (SSI), que desemboca en el seno recto (SR), transverso derecho (STD) y transverso izquierdo (STI), seno occipital (SO), senos marginales (SM), petroso superior (SPS) y petroso inferior (SPI), petroescamoso (SP), esfenoparietal (SE) y senos cavernosos (SC). Todos están orientados a recoger la sangre encefálica y líquido cefalorraquídeo, y evacuarlos del cráneo principalmente llevándolos hacia el seno sagital superior y de ahí a los trasversos, y finalmente a los sigmoides que desembocan en la yugular interna, que se forma ya fuera del cráneo (Fig. 2). Esta es la vía principal, habiendo otras complementarias, manifiestamente menos caudalosas, como la de los senos marginales, que rodean el foramen magnum. Evolutivamente, la preponderancia de unas y otras vías tiene su importancia, como se verá en el apartado siguiente.



**Figura 2.**

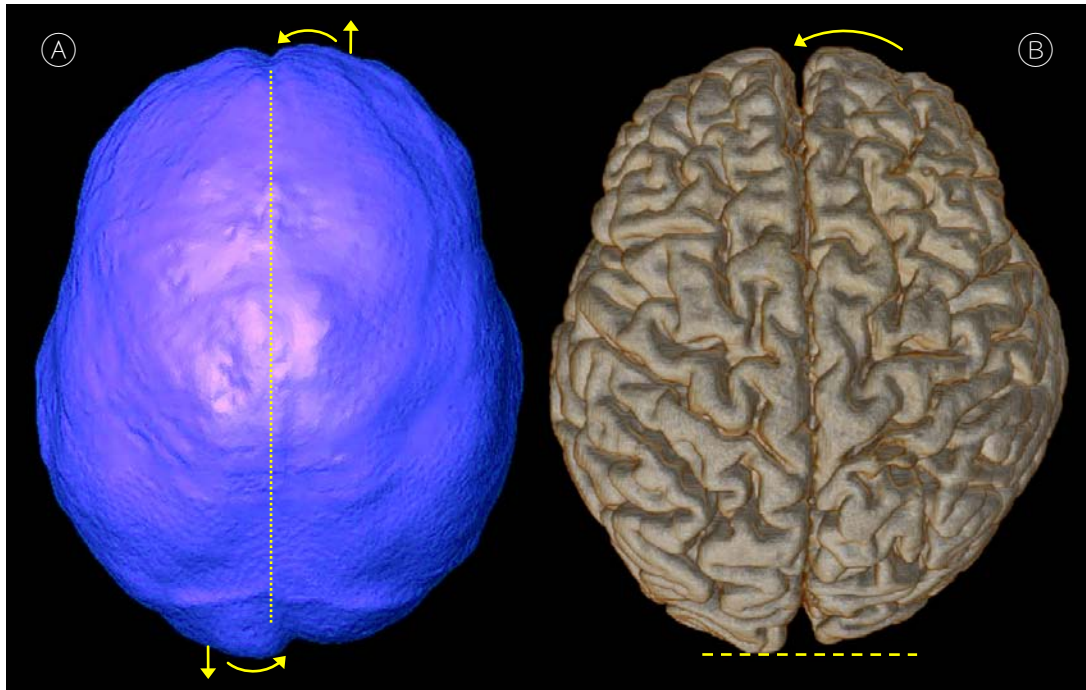
Base del cráneo mostrando las meninges, en la imagen superior, y los principales componentes del sistema venoso susceptibles de dejar huella en las fosas craneales (s. abreviatura de seno/senos): 1- confluencia de los senos o prensa de Herófilo, 2- seno transverso, 3- s. sigmoideo, 4- s. marginales, 5- s. occipital, 6- plexo basilar, 7- s. cavernosos, 8- silla turca, 9- venas oftálmicas, 10- s. esfenoparietal, 11- s. intercavernosos, 12- s. petroso inferior, 13- s. petroso superior, 14- hoz del cerebro, 15- s. sagital superior, 16- s. sagital inferior, 17- s. recto, 18- tienda del cerebelo, 19- vena de Galeno. Modificado de Fritsch and Kühnel, (2003).

El patrón de drenaje tiene variantes principalmente en cuanto a la trayectoria, izquierda o derecha, que sigue la sangre venosa que fluye por el seno sagital superior, que puede desembocar en el seno sigmoide izquierdo, derecho o ambos en diferente grado. Los diferentes patrones han despertado tradicionalmente interés en el campo de la anatomía médica, habiendo sido ampliamente estudiados y tipificados (Dumont, 1894; Le Double, 1903; Mannu, 1907; Testut, 1911; Streeter, 1915, 1918; Poirier y Charpy, 1920; Testut, 1921; Woodhall, 1936; Delmas y Chifflet, 1950; Browning, 1953; Padget, 1956; Hollinshead, 1961; Dora y Zileli, 1980; Beards et al., 1998; Singh et al., 2004),

pero principalmente hacen referencia a si el seno sagital superior, al llegar a la confluencia de los senos o prensa de Herófilo, drena todo o la mayoría de su contenido hacia el seno transversal derecho, izquierdo o hacia ambos en diferente porcentaje.

Aparte de la necesaria evacuación de sangre para su oxigenación, la importancia de este sistema radica en la sensibilidad del cerebro a la alteración de las condiciones ambientales. Tanto en sistema de aporte de oxígeno/renovación de la sangre como el mantenimiento de una temperatura óptima, los senos duros cumplen un papel fundamental.

En cuanto a los diferentes componentes encefálicos, se tratará predominantemente el cerebro. El cerebelo aparecerá también ocasionalmente, si bien la parte del hueso occipital asociada (fosas cerebelosas) está conservada en muy pocos casos en los fósiles estudiados, y además el cerebelo deja, en general, improntas de menor entidad. El cerebro, formado por la corteza cerebral, es la parte predominante y más voluminosa del encéfalo que, atendiendo a su origen embrionario, está compuesto por prosencéfalo, mesencéfalo y rombencéfalo. Posteriormente el prosencéfalo dará lugar al telencéfalo (cerebro) y diencefalo (tálamo e hipotálamo). El interés del cerebro radica en que en él reside, entre otras funciones de control, la cognición, aspecto clave y diferenciador de los humanos. Las improntas cerebrales que encontraremos en los huesos reflejarán sólo las circunvoluciones, surcos y fisuras que se encuentran en la superficie externa de la corteza cerebral, es decir aquellos que, por su posición, tienen contacto directo con el hueso. Los diferentes lóbulos en los que a nivel morfológico se ha dividido la corteza cerebral (frontal, temporal, parietal y occipital), son susceptibles también de estudio y comparación en cuanto a forma, tamaño y posición. Respecto a las diferentes formas de asimetría que presentan los hemisferios cerebrales, las llamadas petalias son las más habituales, consistiendo en diferencias en cuanto a su proyección en el eje antero-posterior del neurocráneo, es decir los hemisferios se encuentran ligeramente desplazados uno respecto del otro, donde uno de ellos protruye sobre el otro, lo que hace que en una fosa occipital sea más profunda que la otra, apreciándose también en el frontal. Podría darse el caso de estar los polos desplazados también en sentido supero-inferior. Otra forma de asimetría, asociada a esta, es la torsión de Yakovlev, en la que el polo de un hemisferio está rotado sobre el otro, tratando de envolverlo (Toga y Thompson, 2003), e incluso las petalias podrían estar además desplazadas en sentido supero-inferior (Fig. 3).



**Figura 3.** Asimetrías hemisféricas en *H. sapiens* actual. Se muestra el caso más frecuente: petalia occipital izquierda y frontal derecha, que suelen ir acompañadas además de rotación de los polos (torsión de Yakovlev) A: molde endocraneal virtual B: reconstrucción 3D de un cerebro por disección virtual.

### 1.1.2. Anatomía endocraneal en homínidos fósiles

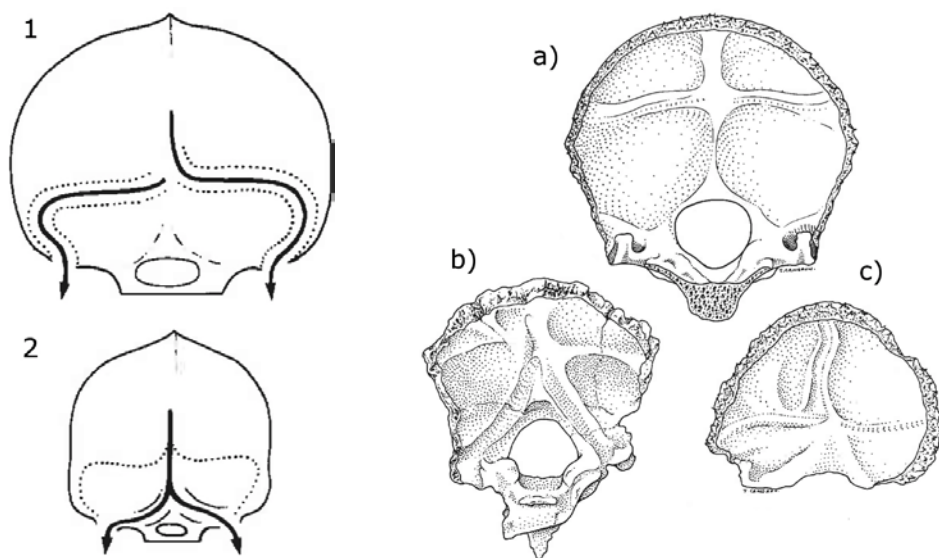
#### 1.1.2.1. Circulación venosa intracraneal

Un aspecto significativo en este tema, dadas sus implicaciones evolutivas, gira en torno a cuál habría sido la vía principal de drenaje de sangre venosa del cráneo especialmente en los primeros representantes del linaje humano. Es decir la preponderancia del patrón senos sigmoide-transverso-yugular, que sería mayoritario en *Homo*, o bien del patrón senos occipito-marginales-plexo vertebral, representativo de los primeros homínidos (Fig. 4).

Este último aparece con más frecuencia unilateralmente, coexistiendo con el sigmoide-transverso del mismo lado o bien del contrario (Aiello y Dean, 1990). Al parecer en los grandes simios la vía occipito-marginal es ciertamente minoritaria (Kimbel, 1984; Falk, 1986b), sin embargo en australopitecinos tanto gráciles como robustos, parece haber un mayor porcentaje del patrón de drenaje occipito-marginal, particularmente en algunos especímenes de *Australopithecus afarensis*, *Paranthropus robustus* y *P. boisei* (Tobias, 1967; Falk y Conroy, 1983; Kimbel, 1984; Falk, 1986b), aunque otros casos evidencian que este patrón está ausente o no tan desarrollado (Holloway, 1981a; Leakey y Walker, 1988; Walker y Leakey, 1988). En *Au. africanus* no parece ser tampoco muy



abundante, dado que se ha descrito en pocos casos (Aiello y Dean, 1990), si bien destaca el ejemplar de Taung, que presenta un sistema dual, con ambos patrones bien desarrollados (Tobias y Falk, 1988). Para complicar este debate, el patrón occipito-marginal también está presente en *H. sapiens*, aunque en pequeño porcentaje, entre 4 y 6% en humanos actuales (Woodhall, 1936, 1939; Kimbel, 1984) y se ha encontrado en cierta cantidad en algunos especímenes de sapiens arcaicos como Predmost, con un 45% de casos (Aiello y Dean, 1990), y en menor porcentaje en otros como Vertesszöllös (Kimbel, 1984), Skhul 1 y otros *Homo* como Swanscombe (Falk, 1986b).



**Figura 4.** En la imagen izquierda, variación en el patrón predominante de drenaje venoso: 1: patrón sigmoide-transverso (mayoritario en *Homo*), 2: patrón occipito-marginal, predominante en australopitecinos (Modificada de Falk y Conroy, 1983). En la imagen derecha, vista endocraneal de occipitales que ilustran estos patrones: sigmoide-transverso en a) *H. sapiens* anatómicamente moderno, y c) *H. erectus*. Occipito-marginal en b) *Paranthropus* (OH-5) (Modificada de Aiello y Dean, 1990).

Esta cuestión por tanto está lejos de estar zanjada. Así, para algunos la alta incidencia del patrón occipito-marginal tendría un claro significado taxonómico y filogenético en *Au. afarensis* y *Paranthropus*, que podría entenderse como un carácter derivado compartido, que apoyaría la cercanía filogenética entre estas especies de homínidos (Falk y Conroy, 1983; Falk, 1986b). Estos investigadores proponen que la preponderancia del sistema occipito-marginal habría sido fisiológicamente ventajosa durante el tránsito de la locomoción cuadrúpeda a la bípeda. Apoyándose en Eckenhoﬀ (1970), argumentan que debido a los cambios en la presión intratorácica asociados a la locomoción bípeda, la sangre retornaría al corazón más eficientemente por la vía senos occipito-marginales → plexo vertebral que por la de los senos sigmoide-transverso → yugular interna. Para Falk (1986), en estadios más tardíos de la evolución del linaje humano el posterior incremento de flujo sanguíneo vía venas emisarias que irían al plexo venoso, habría reemplazado el drenaje del sistema occipito-marginal hacia este plexo, por lo que la huella ósea de estos senos sería también menor. Como se verá más

adelante, esta reelaboración de las vías emisarias tendrá también otras consecuencias, según esta autora. Sin embargo estudios posteriores afirman que, en humanos actuales al menos, tanto los senos sigmoide como los marginales y occipitales, además de las venas emisarias condilares, desembocan mayoritariamente en las yugulares, donde incluso los plexos vertebrales se anastomosan con estas venas (Matsushima et al., 1983), por lo que poco podría inferirse sobre la vía preferente de retorno venoso al tórax mediante los surcos dejados por los senos y venas en la fosa craneal posterior, dado que finalmente todos convergen en el golfo de la yugular (Aiello y Dean, 1990). Se ha propuesto también que esta diversidad en los patrones de drenaje venoso habría que entenderla dentro de la normal variabilidad en un carácter neutral que puede presentarse en diferentes poblaciones de homínidos (Kimbel, 1984). Otras hipótesis alternativas enlazan la mayor presencia del patrón occipito-marginal con el crecimiento y desarrollo del cerebelo. Así, en determinados casos, especialmente en los primeros homínidos, la crecimiento del cerebelo durante el desarrollo fetal comprimiría los senos transversos, empujando la sangre hacia la región del foramen magnum, aumentando así el flujo en los senos marginales, lo que haría que este quedase fijado como el patrón dominante (Tobias, 1967), si bien no queda claro en esta hipótesis por qué la frecuencia de este fenómeno es mayor en especies previas al género *Homo*.

Otro interesante aspecto relacionado con la circulación venosa endocraneal, y que enlaza con lo anterior, es la llamada *hipótesis del radiador* propuesta por Dean Falk (1990) que propone que la expansión del cerebro en *Homo* fue posible en gran medida gracias a un cambio en la red venosa endocraneal, que se habría modificado para adaptarse a las nuevas presiones hidrostáticas producto del cambio en la orientación por la postura bípeda. Por tanto los sistemas vasculares de estos homínidos se reorientaron como respuesta a la gravedad, con la sangre craneal fluyendo preferentemente hacia el plexo vertebral en lugar de hacia la yugular interna, como ya se ha mencionado anteriormente. Los australopitecinos robustos lograron parcialmente esta reorientación primando el sistema occipito-marginal. Los gráciles y el linaje *Homo*, lo hicieron a través de una extensa red de venas (entre las que destacan las emisarias mastoideas y parietales), que aumentaría en complejidad a través del tiempo, actuando como un *radiador*, disipando el calor (Falk, 1990). Este fenómeno habría comenzado como respuesta al estrés térmico de los hábitats que ocuparon preferentemente, calurosos y con baja cobertura arbórea, tipo sabana, mientras que la rama de los australopitecinos robustos (*Paranthropus*), no la desarrolló al vivir en medios boscosos, más sombreados y con menos estrés térmico. Dado que el sistema venoso endocraneal, especialmente las venas emisarias, tienen un papel muy activo en el enfriamiento encefálico, disipando el calor hacia la superficie exocraneal (Cabanac y Brinnet, 1985), esta red más compleja y elaborada contribuyó activamente a una regulación más eficiente de la temperatura del cerebro eliminando esta restricción para la expansión del cerebro en *Homo* (Falk, 1990,



2007a). Esta hipótesis, sin embargo, ha sido cuestionada argumentando que se da por supuesto que existiría una restricción previa a la expansión cerebral así como que no se evidencia una ventaja selectiva clara para cada patrón de drenaje. La separación entre hábitats entre australopitecinos gráciles y robustos tampoco está tan clara como se supone en la hipótesis, aparte de algunos problemas con la muestra (Holloway, 1990).

Respecto al patrón de drenaje más común en fósiles de *Homo*, esto es la vía de los senos sigmoides-transversos hacia la yugular interna, existe también cierta variabilidad en cuanto a lado que lleva más sangre hacia la yugular, como se ha visto en el apartado anterior para sapiens actuales, en función de dónde desemboque el seno sagital superior y/o el recto. Se repiten los patrones básicos dominante derecho, izquierdo o confluyente, como se verá en resultados.

#### **1.1.2.2. Asimetrías hemisféricas: petalias**

Las asimetrías hemisféricas, o petalias, que son un aspecto de la lateralización estructural del cerebro, se presentan ya en homínidos. Concretamente el patrón de petalia occipital izquierda, que suele ir acompañado con petalia frontal derecha, es el más común en el género *Homo* (Holloway, 1981c; Holloway y de LaCoste-Lareymondie, 1982; Grimaud-Hervé, 1997; Bruner, 2004; Holloway et al., 2004a; Peña-Melián et al., 2011, entre otros). Estas asimetrías es uno de los tipos de información más frecuente que aporta el estudio de los moldes endocraneales, por lo que se les ha prestado mucha atención y suelen estar bien documentadas, al menos en el género *Homo*. Además la búsqueda de una relación entre las asimetrías cerebrales con aspectos comportamentales y/o funcionales, despierta continuamente mucho interés, si bien esta relación es siempre difícil y altamente especulativa al menos en lo que se refiere a las petalias como tales (Holloway, 1981c). La lateralización tanto estructural como funcional de la corteza cerebral tiene bases evolutivas profundas y está presente, en muy diferente grado, en numerosos taxones de vertebrados e incluso algunas especies de invertebrados (Rogers y Andrew, 2002 y Halpern et al., 2005, para una amplia revisión). Muchos primates presentan cerebros manifiestamente asimétricos a pesar de no tener capacidades claramente lateralizadas como el lenguaje, aunque tanto el grado como el patrón de estas asimetrías son diferentes a los encontrados en humanos (Le May, 1976; Holloway y de LaCoste-Lareymondie, 1982). En los grandes simios predomina sobre todo la petalia occipital izquierda, pero ya en *Australopithecus* y *Paranthropus*, y por supuesto en *Homo*, aparecen evidencias del patrón más común, petalia occipital izquierda-frontal derecha, en el mismo cerebro (Holloway, 1981c; Holloway y de LaCoste-Lareymondie, 1982). Muchas de las asimetrías encefálicas podrían por tanto haber estado ya presentes en el último antepasado común (UAC) de *Pan* y humanos, si bien en el linaje humano se han desarrollado y elaborado llegando un grado mucho mayor de lateralización hemisférica, tanto estructural como funcional (Sherwood et al., 2008).

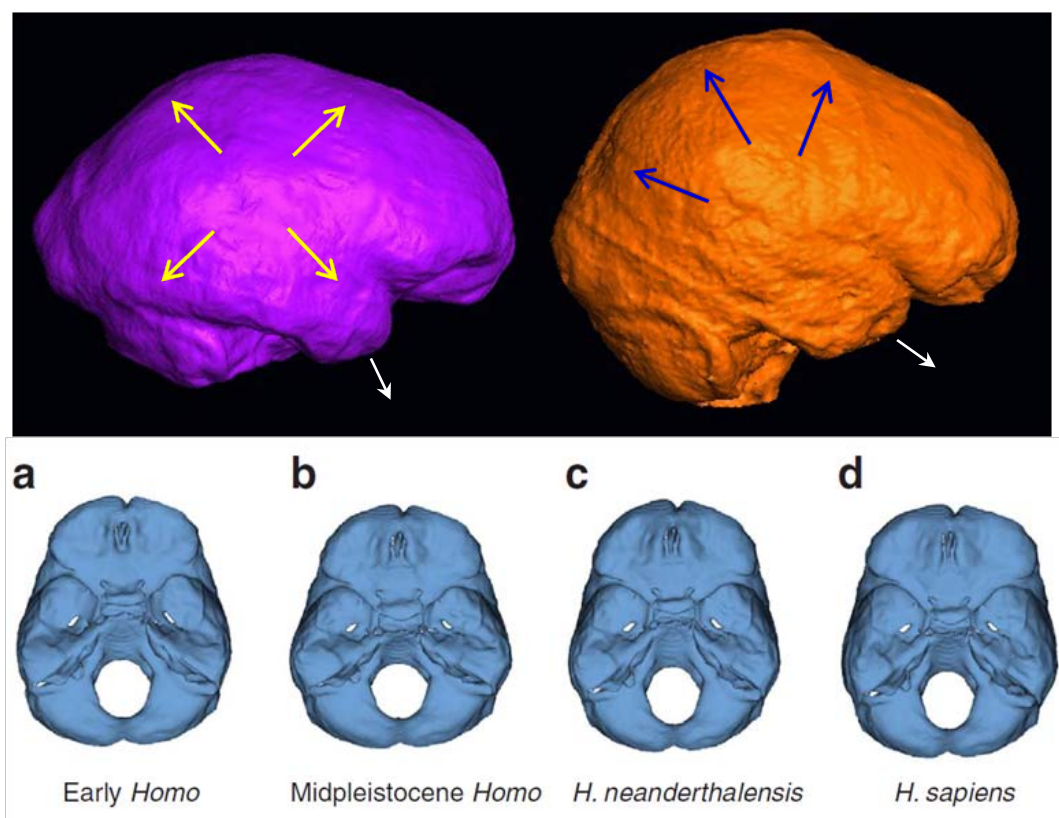
### **1.1.2.3. Surcos y giros: implicaciones funcionales**

La inferencia de las potenciales implicaciones funcionales del cerebro, es sin duda un apartado capital en Paleoneurología. El estudio de las circunvoluciones, surcos y fisuras del cortex cerebral será la fuente directa más importante, si bien no es la única. Es también el aspecto más escurridizo ya que el apartado funcional del cerebro aún dista de estar claro en el cerebro de *H. sapiens*, a pesar del ingente caudal de investigación e interés que genera. Estudiarlo en una especie fósil, con las enormes limitaciones que implica, roza por tanto lo quimérico. Además, tanto a través del estudio de los moldes endocraneales como de las huellas dejadas en la superficie ósea por surcos y giros, solo dispondremos de información de aquella parte de la corteza cerebral más externa, la que está en contacto con el hueso (y ni siquiera directamente dado que las meninges se interponen entre ellos). Algunos avances, sin embargo, se han logrado en este campo.

Durante los procesos de encefalización en homínidos se produce un paulatino aumento del tamaño cerebral y por tanto de la superficie y plegamiento de la corteza, incrementándose el número y complejidad de los giros o circunvoluciones dado que el índice de girificación (Zilles et al., 1988) aumenta con el tamaño del cerebro (Hofman, 1985; Zilles et al., 1989; Armstrong et al., 1995; Pillay y Manger, 2007; Kelava et al., 2013; Zilles et al., 2013; Lewitus et al., 2014). Este fenómeno es particularmente notable a partir del género *Homo*, que muestra un tamaño y plegamiento de la corteza muy superior a lo esperado para su tamaño cerebral (Armstrong et al., 1991). Aparte de tamaño y volumen cerebral, forma y posición de lóbulos y áreas cerebrales, número y disposición de giros y surcos, otros muchos factores más difíciles de estudiar en fósiles, como puede ser la cantidad y tamaño de neuronas, el número de interconexiones y redes neuronales, la capacidad de establecer áreas de asociación, etc, enmascaran el estudio de la evolución de la funcionalidad del cerebro y sus implicaciones directas en el plano cognitivo (Herculano-Houzel, 2012). No es sólo por tanto cuestión de tamaño, como se ha visto al comparar el tamaño relativo de los lóbulos frontales entre humanos actuales y grandes simios, que es básicamente igual (Semendeferi et al., 1997; Semendeferi et al., 2002), el cerebro de los homínidos, y otros miembros de la familia *Hominidae*, destaca entre los primates pero no es solamente una versión a escala mayor de un diseño básico (Rilling, 2006).

A grandes rasgos, aparte de un aumento general de tamaño, los cambios acaecidos durante la evolución del cerebro han afectado de forma diferencial a las distintas regiones de la corteza y han seguido trayectorias diferentes en las diferentes ramas del árbol filogenético. El análisis de estas diferencias en la forma general del cerebro y la posición y tamaño relativo de sus lóbulos, ayuda a comprender los procesos de la reorganización cerebral subyacente. Así los lóbulos frontales han aumentado en tamaño absoluto y complejidad (Rilling y Insel, 1999; Rilling, 2006), rasgo ya presente

en algunos primates como chimpancé, gorila y orangután (Semendeferi et al., 2002). Además son relativamente más anchos en *H. sapiens* respecto a otras especies de *Homo* (Bastir et al., 2011) (Fig. 5). Respecto a las áreas parietales, el recorrido sapiens apunta a un aumento de las mismas (Grimaud-Hervé, 1997; Bruner et al., 2003), contribuyendo a la globularización típica del cráneo de esta especie, mientras que en otros homínidos se habría alcanzado igualmente un alto grado de encefalización (ej. neandertales) por medio de un incremento del tamaño del cerebro pero con poca variación en sus proporciones, es decir aumentando el patrón primitivo (Bruner et al., 2003) (Fig. 5).



**Figura 5.** Imagen superior: moldes endocraneales virtuales de neandertal (derecha) y sapiens (izquierda) donde se aprecia la diferencia de forma entre ambos. En sapiens es clara la mayor esfericidad o globularidad producida por la expansión de las áreas parietales, señalada por las flechas, mientras que en neandertales se habría agrandado el modelo primitivo. La diferente orientación del polo de los lóbulos temporales es también destacable (flechas blancas). Imagen inferior: formas endocraneales medias de la base del cráneo de diferentes especies de *Homo*. Nótese la diferencia en la forma de los lóbulos frontales y temporales (Bastir et al. 2011).

En cuanto a las regiones temporal y occipital, objeto de este trabajo, también han sufrido cambios significativos. Así, en la región occipital el cortex visual ha sido desplazado posteriormente, debido al aumento de las áreas parietales (Aiello y Dean, 1990). Esto enlaza con el debate sobre la posición del *sulcus lunatus* o surco semilunar, que en primates marca el límite del cortex visual y coincide prácticamente con la frontera de los lóbulos occipitales. La posición de este surco ha ido variando a lo largo de la evolución de los homínidos, desplazándose posteriormente desde su posición primitiva, y se ha usado por ello como marcador potencial del comienzo de la reorganización cerebral. Este debate arranca con el estudio llevado a cabo por Raymond Dart del cráneo

infantil de *Au. africanus* conocido como *niño de Taung*. Dart identificó el surco semilunar en el fascinante molde endocraneal natural de este fósil en una posición más posterior, más "humanoide", que la habitual en primates (Dart, 1925), lo cual indicaría que cierta reorganización cerebral había comenzado ya en una especie de cerebro *pequeño*, por tanto antes de que la expansión cerebral hubiera arrancado (Holloway et al., 2003). Sin embargo, algunos investigadores afirman que el incremento en tamaño precedería evolutivamente a la reorganización, dado que en Taung el *sulcus lunatus* aparece todavía en una posición similar a los primates (Falk, 1985; Jerison, 1990; Armstrong et al., 1991; Jerison, 1991); otros localizan este surco ya más posteriormente, coincidiendo con Dart (Holloway et al., 2004b), y por tanto creen que la reorganización cerebral ya habría comenzado en australopitecinos y por tanto antecede, o es simultánea, al aumento del cerebro (Holloway et al., 2003, entre otros), lo cual está apoyado también por otros investigadores que priman la reorganización sobre el tamaño en la evolución del cerebro en antropoides (Smaers y Soligo, 2013). Aparte del significado evolutivo, este debate es revelador de la dificultad de identificar e interpretar los potenciales surcos y giros en los moldes endocraneales. Como se verá más adelante, en los apartados de resultados y discusión, se ha logrado estudiar en detalle otros *sulci* y *gyri* del lóbulo occipital, como el surco calcarino, relacionado con el área visual área primaria, coincidente con el área 17 de Brodmann (Brodmann, 1909).

Los lóbulos temporales han aumentado también en comparación con otros primates no humanos (Semendeferi y Damasio, 2000; Rilling y Seligman, 2002). Además en sapiens aparecen ligeramente mayores, más proyectados hacia adelante y con los polos más lateralizados en comparación con otros representantes del género *Homo*, (Bastir et al., 2008; Bastir et al., 2011) (Fig. 5). Algunas otras diferencias en la configuración de las circunvoluciones temporales, especialmente entre neandertales y sapiens, se verán en el apartado de resultados.

Como síntesis podemos citar un trabajo de Balzeau (2012), que estudia las diferencias en la superficie de los lóbulos cerebrales en varias especies de *Homo*. En cuanto al lóbulo frontal, serían neandertales los que muestran una mayor superficie, por encima de sapiens, *H. habilis*, *H. erectus* asiáticos, georgianos y africanos. En el conjunto parieto-temporal es *H. sapiens* quien tendría la superficie mayor y los *H. erectus* asiáticos la menor, siendo estos sin embargo los que mayor superficie presentan en el lóbulo occipital, seguidos de neandertales (Balzeau et al., 2012).

El cerebelo, más desarrollado en mamíferos que en otros grupos, y con mayor grado en primates, también habría experimentado cambios drásticos especialmente notables en la evolución de grandes simios y humanos, con un aumento de tamaño mucho más rápido de lo esperado en función del incremento del neocortex (Whiting y

Barton, 2003; Barton y Venditti, 2014), proceso que posiblemente se iniciara en el ancestro común de hominoideos (MacLeod et al., 2003). Al parecer, teniendo en cuenta estos estudios, el papel del cerebelo parece tener más implicación de lo que hasta ahora se pensaba tanto en diferentes tareas cognitivas como en la evolución del encéfalo, cuyo estudio se ha centrado sobre todo en el neocortex. Según Weaver (2005), en los australopitecinos y primeros *Homo*, el cerebelo es proporcionalmente más pequeño en relación con los hemisferios cerebrales, comparado con otros hominoideos, tendencia que continúa durante el Pleistoceno Medio y Final, incluyendo a neandertales, sapiens arcaicos y llegando hasta el principio del Holoceno. Este patrón está invertido sin embargo en sapiens actuales donde el ratio cerebelo-cortex aumenta (Weaver, 2005). Por tanto en humanos anatómicamente modernos el cerebelo parece ser proporcionalmente más grande que en neandertales (Hublin et al., 2015).

No sólo el tamaño sino la posición relativa del cerebelo en relación con los lóbulos cerebrales circundantes (occipital y temporales) ha variado evolutivamente dentro del género *Homo*, si bien la expansión occipital sobre el cerebelo se ha considerado tradicionalmente como un carácter derivado que separaría a los homínidos de los grandes simios (Smith, 1927; Dart, 1940). Existen sin embargo variaciones a este patrón general, así en los *H. erectus* asiáticos el cerebelo estaría en posición más posterior, localizándose bajo el lóbulo occipital, mientras que en humanos modernos se sitúa más anteriormente, bajo los lóbulos temporales (Grimaud-Hervé, 1997), lo que posiblemente sea consecuencia de la globularización del cerebro sapiens. En *H. floresiensis* también se aprecia cerebelo en posición más anterior respecto del lóbulo occipital (Falk et al., 2009).

## CAPÍTULO 2. MATERIAL Y MÉTODOS

### 2.1. MATERIALES

#### 2.1.1. El Sidrón

Como descripción del yacimiento de El Sidrón (Asturias) y paleobiología de los individuos identificados, presentamos el siguiente artículo (Rosas et al., 2012):

Rosas A, Estalrich A, **García-Tabernero A**, Bastir M, García-Vargas S, Sánchez-Meseguer A, Huguet R, Lalueza-Fox C, Peña-Melián Á, Kranioti EF, Santamaría D, de la Rasilla M, Fortea J. 2012. **Les Néandertaliens d'El Sidrón (Asturies, Espagne). Actualisation d'un nouvel échantillon.** L'anthropologie 116:57-76.  
[DOI: 10.1016/j.anthro.2011.12.003](https://doi.org/10.1016/j.anthro.2011.12.003)



Article original

## Les Néandertaliens d'El Sidrón (Asturies, Espagne). Actualisation d'un nouvel échantillon

*The Neandertals from El Sidrón (Asturias, Spain).  
Updating of a new sample*

Antonio Rosas <sup>a,\*</sup>, Almudena Estalrich <sup>a</sup>, Antonio García-Tabernero <sup>a</sup>,  
Markus Bastir <sup>a</sup>, Samuel García-Vargas <sup>a</sup>, Andrea Sánchez-Meseguer <sup>a</sup>,  
Rosa Huguet <sup>b</sup>, Carles Lalueza-Fox <sup>c</sup>, Ángel Peña-Melián <sup>d</sup>,  
Elena F. Kranioti <sup>a</sup>, David Santamaría <sup>e</sup>, Marco de la Rasilla <sup>e</sup>,  
Javier Fortea <sup>e,†</sup>

<sup>a</sup> Grupo de PaleoAnthropología, Departamento de Paleobiología, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC,  
Calle José Gutiérrez Abascal 2, 28006 Madrid, Espagne

<sup>b</sup> Institut Català de Paleoeologia Humana i Evolució Social (IPHES), Àrea de Prehistòria, Universitat Rovira i Virgili,  
Plaça Imperial Tàrraco 1, 43005 Tarragona, Espagne

<sup>c</sup> Institut of Evolutionary Biology (CSIC-UPF) Passeig Marítim de la Barceloneta, 37-49, 8003 Barcelona, Espagne

<sup>d</sup> Facultad de Medicina, Universidad Complutense de Madrid, C. Arcos de Jalón 118, 28037 Madrid, Espagne

<sup>e</sup> Area of Prehistory Department of History, Universidad de Oviedo, Calle Teniente Alfonso Martínez s/n, 33011 Oviedo,  
Espagne

Disponible sur Internet le 31 janvier 2012

### Résumé

Ce travail synthétise et actualise les nouvelles données du gisement d'El Sidrón (Asturies, Nord de l'Espagne). Depuis 2000, le site d'El Sidrón, daté d'environ 49 000 ans, délivre systématiquement de nouveaux restes d'*Homo neanderthalensis*. L'assemblage osseux se trouve en position secondaire et provient certainement d'un lieu extérieur attenant. L'échantillon est composé presque exclusivement de restes humains. Un modeste outillage lithique ( $n \approx 415$ ) du Paléolithique moyen est présent tandis qu'il n'y a que très peu de restes de macro-faune. Tous les éléments squelettiques sont bien conservés, y compris un os rare comme l'os hyoïde. Les dents sont très nombreuses ( $n = 213$ ), les restes crâniens bien représentés, mais fragmentaires, tout comme le postcrâne, pour lequel on note spécialement la présence des os des mains et

\* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : [arosas@mncn.csic.es](mailto:arosas@mncn.csic.es) (A. Rosas).

† Auteur décédé.

des pieds. Un nombre minimum de 13 individus a été identifié, représentant plusieurs stades de développement des jeunes enfants jusqu'aux adultes. La paléobiologie des humains d'El Sidrón est conforme à celle trouvée dans d'autres échantillons néandertaliens : forte fréquence d'hypoplasies dentaires et de sillons interproximaux, bien qu'il n'y ait aucune lésion traumatique sérieuse. De plus, des traces de modifications anthropiques (cannibalisme) ont été identifiées clairement sur les restes humains : traces de découpes, marques de percussions, fractures conchoïdales et éclats de remontage. Il semble y avoir eu un traitement différencié des individus. Morphologiquement, les humains d'El Sidrón montrent un grand nombre de caractères dérivés néandertaliens même si certains traits placent l'échantillon à la limite de la variation néandertalienne. L'intégration des mandibules et des os occipitaux d'El Sidrón à un plus large échantillon néandertalien révèle une possible variation géographique, avec des Néandertaliens du Sud présentant des faces plus larges associées à des hauteurs faciales plus basses. Des analyses d'ADN ancien ont été menées en développant un protocole de fouille anti-contamination afin de minimiser les risques de contamination par l'ADN moderne. Ainsi, de l'ADN mitochondrial mais aussi nucléaire ont été extraits des restes dentaires et osseux. Curieusement, les analyses comparatives d'ADNm suggèrent une affinité des Néandertaliens de la Péninsule ibérique avec les Néandertaliens d'Europe centrale. Les analyses de l'ADN nucléaire ont permis l'identification de quelques gènes fonctionnels tels que le récepteur de la mélanocortine 1 (*MC1R*) qui régule la pigmentation des cheveux et de la peau ; le *FOXP2*, un gène impliqué dans le développement du langage ; et le gène impliqué dans le système des groupes sanguins ABO. Aujourd'hui l'échantillon humain d'El Sidrón est le plus important de la Péninsule ibérique et augmente le registre fossile de la lignée évolutive européenne, confirmant ainsi une variabilité écogéographique au sein des populations néandertaliennes.

© 2012 Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

**Mots clés :** Néandertal ; Paléobiologie ; ADN ancien ; Paléolithique moyen

## Abstract

This paper synthesizes and updates the information coming from the El Sidrón (Asturias, Northern Spain) neandertal site. Since 2000, a new sample of *Homo neanderthalensis* dated to at least 49,000 years old is being systematically recovered at the El Sidrón cave site. The bone assemblage is located in a secondary position, and certainly derives from a close location. The sample is almost exclusively composed of human remains. There is a moderate number of Middle Paleolithic stone tools ( $n \approx 415$ ) and very few macro-faunal remains. All skeletal parts are preserved, including some rare bones such as the hyoid bone. Teeth are abundant ( $n = 213$ ), cranial and postcranial remains are also well represented, but fragmentary, with a special presence of foot and hand bones. A minimum number of thirteen individuals has been identified, comprising different developmental stages from infancy to adulthood: one infant, two juveniles, three adolescents, and seven adults. Paleobiology of the El Sidrón humans fits the pattern found in other neandertal samples: a high incidence of dental hypoplasia and interproximal grooves, yet no serious traumatic lesions are present. Moreover, unambiguous evidence of human-induced modifications (cannibalism) was found on the human remains: cut marks, percussion pitting, conchoidal scars and adhering flakes. Individuals seem to have been treated differentially. Morphologically, the El Sidrón humans show a large number of neandertal lineage-derived features even though certain traits place the sample at the limits of neandertal variation. Integrating the El Sidrón human mandibles and occipital bones into the larger neandertal sample reveals a possible geographic patterning, with southern Neandertals showing broader faces with increased lower facial heights. Ancient DNA analyses have been carried out, developing an anti-contamination protocol of excavation for minimizing the risk of modern human DNA contamination. As a result both mitochondrial and nuclear DNA have been extracted from dental and osteological remains. Curiously, mtDNA comparative analyses suggest a population affinity of Iberian Peninsula Neandertals with Central European Neandertals. Nuclear DNA analyses have permitted the identification of some functional genes such as the melanocortin 1 receptor (*MC1R*), which regulates hair and skin pigmentation; the *FOXP2*, a gene involved in the development of language; and the gene involved in the ABO blood group system. Nowadays the large El Sidrón sample is the most significant neandertal sample from the Iberian Peninsula,



and augments the European evolutionary lineage fossil record, supporting ecogeographical variability across neandertal populations.

© 2012 Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

**Keywords:** Neandertal; Paleobiology; Ancient DNA; Middle Paleolithic

## 1. Introduction

De la fouille méthodique mise en place depuis 2000 dans la grotte d'El Sidrón (Asturies, nord de l'Espagne) (Fortea et al., 2003) résulte la découverte de plus de 2000 restes humains identifiés comme néandertaliens (Rosas et Aguirre, 1999 ; Rosas et al., 2004, 2006, 2011a) (Tableau 1), d'environ 51 restes fauniques (Rosas et al., 2011b) et 415 artefacts lithiques (Santamaría et al., 2010). L'ensemble des spécimens provienne d'une zone réduite à l'intérieur d'une galerie de la grotte. L'assemblage est considéré comme la conséquence d'un dépôt secondaire (voir ci-dessous). L'activité anthropique sur les os de nature humaine (par exemple, cannibalisme) est également évidente sur ce site (Rosas et al., 2006). De plus, l'ADN ancien a été préservé dans les fossiles néandertaliens de El Sidrón, comprenant l'ADN mitochondrial (ADNmt) (Lalueza-Fox et al., 2006, 2007, 2011) et l'ADN nucléaire (ADNn) (Krause et al., 2007 ; Lalueza-Fox et al., 2007). Un protocole de fouille a été mis en place afin d'éviter la contamination des os avec l'ADN moderne et aussi afin de préserver l'intégralité de l'ADN en refroidissant les échantillons (Fortea et al., 2008).

Ceci fait de l'assemblage archéo-paléontologique particulier du site de El Sidrón, une référence pour l'étude de la paléobiologie de l'espèce néandertalienne. Le nombre de fossiles, aussi bien que la richesse des informations qu'ils contiennent, permet d'élaborer des programmes de recherche à long-terme. Une attention particulière est portée sur les aspects qui concernent la relation avec la biologie de la population et qui peuvent témoigner des processus évolutifs (processus sélectif, dérive génétique ou contrainte ontogénétique) responsables de la destinée de cette espèce. Pour atteindre cet objectif, les variations inter-échantillons doivent être considérées de la manière la plus rigoureuse. Dans la plupart des cas, il est admis que les individus provenant d'un même site peuvent appartenir au même groupe, population ou dème, spécialement dans les cas où les différents individus ont été exhumés dans un même niveau archéologique. Pourtant, les

Tableau 1

L'assemblage de fossiles de la grotte d'El Sidrón (Asturies, Espagne). Spécimens fossiles récupérés à la grotte d'El Sidrón jusqu'à la campagne de fouille 2010.

*Fossil sample from the El Sidrón site (Asturias, Spain). Fossil specimens recovered at El Sidrón site through the 2010 excavation season.*

Région anatomique	Nombre de spécimens
Crâne, mandibule et maxillaire	221
Dent	213
Membre supérieur	322
Membre inférieur	291
Côte et vertèbre	289
Autre et indéterminé	719
Non humain	51
Total	2106

preuves directes sont difficiles à mettre en évidence. L'assemblage fossile d'El Sidrón présente une situation où une parenté, ethnique ou génétique, peut être directement testée, ouvrant de nouvelles possibilités pour l'exploration des spécificités sociale et biologique de la population néandertalienne. L'objectif de cet article est de synthétiser et mettre à jour les informations disponibles sur l'assemblage fossile humain de El Sidrón, en considérant le nombre minimum d'individus (NMI) et leurs caractéristiques paléobiologiques telles que le sexe, l'âge à la mort et les paléopathologies.

## 2. Description du site et cadre taphonomique

Le site karstique de El Sidrón a une longueur totale de 3700 m avec une hauteur interne de 4,67 m. Il est situé sur le « Surco Oviedo-Infiesto », une bande sédimentaire du Mésozoïque et du Cénozoïque limitée par des reliefs Paléozoïque au nord et au sud. La galerie principale de la grotte, appelée « Galería de Río », possède des ramifications latérales, allant du NE-SW au N-S, qui sont localisées à des intervalles de 50 à 100 m de distance.

De la découverte accidentelle en 1994 d'un exceptionnel ensemble de restes humains résulte l'initiative de mettre en place une fouille archéologique associée à une étude multidisciplinaire du site (Fortea et al., 2003). De ce fait, un significatif enregistrement archéo-paléontologique a été systématiquement mis au jour depuis 2000. Il faut noter aussi une modeste présence d'industrie du Paléolithique moyen et très peu de restes fauniques. Les remontages à partir de fragments osseux aussi bien que ceux effectués sur 67 artefacts lithiques attestent largement d'un seul dépôt archéologique. Toutes les découvertes proviennent d'une galerie latérale, réduite, à l'intérieur de la grotte (« Galería del Osario »), qui est orientée N-S (Fig. 1). Les sédiments sont principalement du sable et de l'argile, avec des niveaux de graviers indiquant des variations de l'énergie hydraulique (Fortea et al., 2003 ; Santamaría et al., 2010 ; Cañaveras et al., 2011).

Deux dents et un fragment d'os ont été datés à l'aide de la spectrométrie de masse par accélérateur ( $^{14}\text{C}$ ) à Beta Analytic, Inc. (Miami, États-Unis) et calibrés avec le programme CalPal (par O. Jöris et B. Weninger, université de Cologne, Allemagne). L'âge moyen calibré est de  $43\,129 \pm 129$  années (dates tirées de Lalueza-Fox et al., 2005). Les nouvelles techniques de datations appliquées au site ont fourni des données convergentes et fiables, soit environ 49 000 années (BP) (Torres et al., 2010).

Bien que la taphonomie du site fasse actuellement l'objet d'une étude, l'interprétation suivante peut être avancée. Les restes sont considérés comme le résultat d'un dépôt secondaire après l'effondrement d'une galerie supérieure près de la « Galería del Osario ». Ceci suggère que le dépôt original a eu lieu quelque part dans un niveau karstique supérieur. Plusieurs critères taphonomiques permettent de clarifier ce modèle. Un pied adulte, une cage thoracique et une main immatures ont été découverts en connexion anatomique, cimentés par une matrice calcaire. Des éléments provenant du même individu (phalanges) ont été trouvés à proximité, signifiant qu'au moins une partie du corps a préservé des tissus réalisant la connexion anatomique au moment de l'arrivée sur le site. La préservation de la surface ostéologique est excellente. L'exploration réalisée grâce au microscope électronique à balayage environnemental (ESEM) montre un piétinement et une érosion limités, rendant possible l'étude des modifications de surface de l'os aussi bien que celle des signaux biostratigraphiques. Il n'y a pas de preuve d'une modification des os par les grands carnivores, mais seulement des signes marginaux de l'activité des rongeurs et des petits carnivores (par exemple, renard) sur quelques restes non-humains. Il n'y a pas de signe d'altération climatique, seuls quelques os indiquent une abrasion hydraulique.

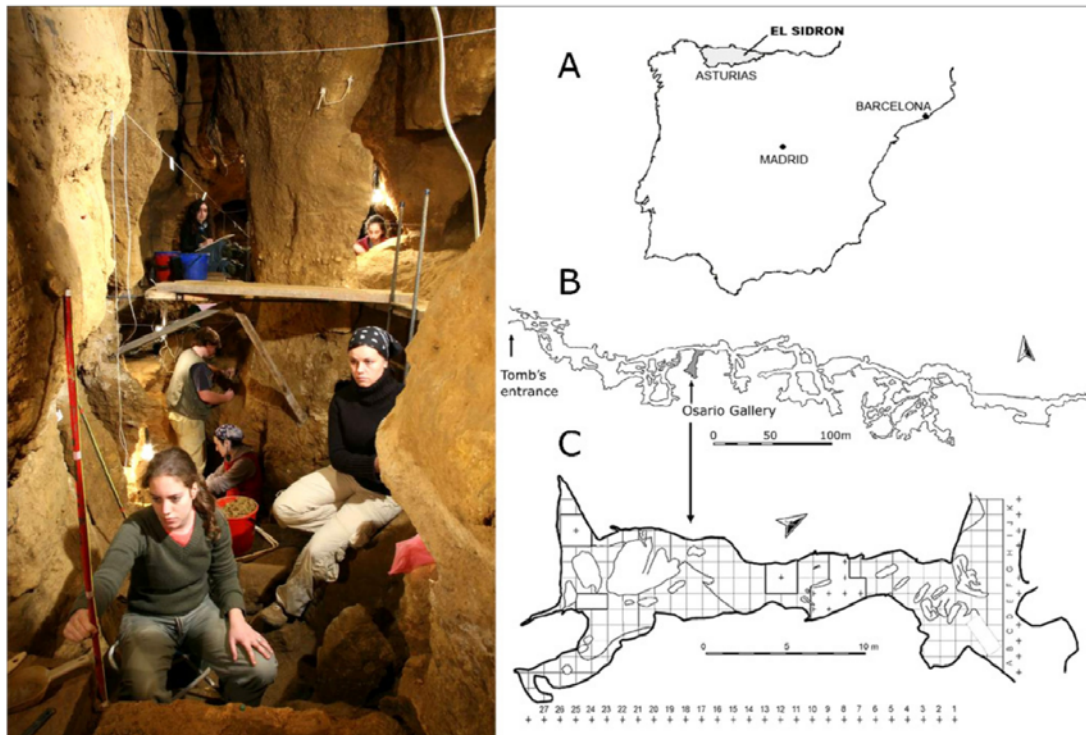


Fig. 1. À Gauche : vue de la fouille d'El Sidrón, « Galería del Osario ». À droite : **A.** Localisation du site d'El Sidrón dans la Péninsule ibérique. **B.** Carte du système karstique de la grotte. **C.** Agrandissement de la carte au niveau de la « Galería del Osario ».

Left: a view of the El Sidrón excavation, "Galería del Osario". Right: **A.** The El Sidrón site located in the Iberian Peninsula. **B.** A map of the cave system. **C.** Enlargement and excavation map of the "Galería del Osario".

En résumé, toutes les données mettent en évidence une exposition limitée des os en dehors de la cavité.

La modification des os induite par l'Homme est indiquée par la présence de stries de découpe, de marques de percussion conchoïdales, d'éclats avoisinants, de dégagement de la voûte interne, et des types de fracture observés sur plusieurs restes crâniens tels qu'un os frontal immature, ou une mandibule adulte, et sur de nombreux os longs incluant des humérus, des tibias et des fémurs (Rosas et al., 2006, 2007, 2011a).

### 3. Les affinités néandertaliennes des restes humains de El Sidrón

Les restes d'El Sidrón montrent de clairs et distincts caractères néandertaliens. En ce qui concerne le matériel dentaire, le mieux représenté dans cet assemblage (213 restes), les dents sont larges avec un émail crénelé des cuspidés accessoires. Quelques traits de la lignée néandertalienne peuvent être facilement identifiés comme la forme en pelle des incisives, la convexité labiale marquée et le fort développement du tubercule lingual. De la même manière, les prémolaires révèlent des traits typiques de Néandertal : l'asymétrie du contour lingual, une forte crête transverse du métaconide située lingualemment et une cuspidé linguale accessoire, particulièrement marquée sur la prémolaire inférieure d'El Sidrón (par exemple, SD-763a). Le taurodontisme fréquent chez les néandertaliens, est aussi évident dans certains cas au niveau de la denture postérieure (par exemple, SD-531).

Les mandibules sont également présentes dans cet assemblage avec quatre spécimens remarquablement bien conservés, particulièrement la mandibule 1 et celle du juvénile, la plus complète, tandis que les mandibules 2 et 3 correspondent à des hémi-mandibules. Ces spécimens présentent un corps mandibulaire qui tend à être haut et épais. En outre, le trigone mentonnier est bien développé et remplit complètement la symphyse basale, sans aucune trace de gouttière submentonnaire, ce qui le rend substantiellement différent des autres mandibules du Pléistocène moyen : Mauer, Arago, ou Atapuerca-SH (Rosas et al., 2006). De plus, un grand nombre de caractères néandertaliens sont complètement développés, incluant un foramen mentonnier sous la M1, une fosse ptérygoïdienne profonde, une ligne mylohoïdienne inclinée, bien que sur la mandibule 2 et 3 (Rosas et al., 2006), elle soit située plus bas, en bas du corps mandibulaire. D'autres singularités morphologiques remarquables sur les mandibules d'El Sidrón, inhabituelles chez les néandertaliens classiques, sont présentes comme un court espace rétro-molaire ou une profonde fosse du masseter et une éversion goniale, observés sur les mandibules 2 et 3. Malgré la taille distincte de ces mandibules, il existe une forte similarité entre elles. Deux sont robustes, avec un foramen mentonnier ouvert, en position haute sur le corps et avec une lingula bien définie. Cependant, la mandibule 1 est moins robuste, le foramen mentonnier est situé plus bas sur la branche horizontale et il montre une forme ovale à axe horizontal. Au vu de la taille de ces trois spécimens mandibulaires, la mandibule 2 présente le corps le plus large dans la lignée néandertalienne, similaire à Kébara, La Quina 9, Mauer et aux plus larges spécimens provenant d'Atapuerca-SH. La mandibule 1 est également large, analogue à celles d'Amud 1 et Guattari 3, et à celles de taille moyenne d'Atapuerca-SH ; la mandibule 3, de taille moyenne, est similaire à Spy 2, Vindija 231, Montmaurin et à celles des tailles moyennes des spécimens d'Atapuerca-SH.

Aucun reste de squelette facial significatif n'a encore été découvert. Cependant, le neurocrâne est bien représenté dans l'échantillon mais de façon fragmentaire ; il possède les caractères typiques de la morphologie des Néandertaliens classiques. Trois fragments d'os occipitaux sont particulièrement intéressants (Bastir et al., 2010). Le spécimen SD1219 (avec la portion pétreuse du temporal gauche, et les deux condyles occipitaux ayant une médiocre conservation) est grand, avec la partie supérieure de la portion squameuse de l'occipital, le torus nuchal, et la présence de l'astérion gauche, présentant des sutures ouvertes, en connexion avec la portion pétreuse (pyramidale) du temporal bien conservée. Une grande fosse supra-iniaque est présente et le lambda peut être raisonnablement bien estimé. En ce qui concerne les caractères endocrâniens, les fosses, cérébrale et cérébelleuse, de l'os occipital gauche sont bien préservées, mais seulement sur la portion droite de cette structure. Le sinus veineux de la dure-mère peut aussi être observé : le sigmoïde gauche sagittal supérieur (transverse droit) et le sillon du sinus gauche du pétreux sont particulièrement bien marqués. Ce spécimen montre un haut degré d'asymétrie avec un sinus sagittal supérieur grandement dévié du plan sagittal continuant dans le sinus transverse droit. La fosse cérébrale gauche est plus profonde que la droite, indiquant probablement une petalia occipitale (Rosas et al., 2008a). Le spécimen SD-1149 est plus petit (squama occipital), le lambda peut être estimé, l'inion est conservé. Les cupules remarquées en surface pourraient indiquer un plus jeune âge. Le sinus supérieur sagittal et le sinus transverse droit peuvent être appréciés. Une petalia sur l'occipital droit est observée. Le dernier fragment occipital, le spécimen SD-370a, a conservé le squama occipital droit, une petite partie du gauche, le sinus sagittal supérieur et une portion du sinus transverse droit. En raison de l'absence de la fosse cérébrale gauche il n'est pas possible de reconnaître une asymétrie cérébrale.

Deux os frontaux ont été découverts, provenant d'un jeune adulte (SD-436) et probablement d'un juvénile (SD-438). Le frontal SD-436, bien que incomplet, a préservé une portion de la face droite du squama et une partie du torus supra-orbitaire, brisé au niveau de la partie latérale de la glabella et



au niveau du trigone latéral ; la région superciliaire est aussi bien préservée. Parmi les caractères les plus remarquables, il est à noter : une projection antérieure marquée avec le développement d'une fosse supraglabellaire, une fosse et une scissure superciliaire bien définies et un torus arrondi avec une continuité apparente entre les trois éléments. Le spécimen montre un haut degré de pneumatisation remplissant plus de la moitié du torus. Le frontal droit immature SD-438, associé au torus supraorbitale et à la portion squameuse ayant préservé la suture fronto-zygomatique, montre une projection marquée du torus supraorbital avec une différenciation de la scissure superciliaire.

Malgré la concrétion qui recouvre les os temporaux SD-315 et SD-358 plusieurs caractères diagnostiques sont observables. Une projection basse du processus mastoïde, une fosse glénoïdienne aplatie, et l'inclinaison du mur antérieur de cette fosse en sont les caractères marquants.

Le squelette post-crânien est bien représenté mais, pour une large part, seulement à travers des éléments fragmentés. Pourtant, tous les os post-crâniens sont présents dans l'échantillon. Les plus abondants sont les os des pieds et des mains, les métacarpes, les métatarses et les phalanges, ces derniers étant de loin les os les mieux représentés dans l'assemblage (Tableau 1). Les caractères diagnostiques sont la taille et la robustesse du premier métacarpien (avec une crête bien développée pour le muscle opposant du pollex) et une tubérosité distale élargie sur la troisième phalange de la main. Le squelette axial est fragmentaire, il inclut plusieurs vertèbres et côtes et des fragments immatures d'os coxal et de sacrum. Les cinq métatarsiens, les trois cunéiformes, ainsi que le cuboïde et l'os naviculaire, accompagnés de restes d'os fragmentés d'un pied adulte ont été découverts en association anatomique emprisonnés dans un bloc de sédiment calcifié (SD-437, Fig. 2).

Le membre supérieur est représenté par plusieurs fragments huméraux, ulnaires et radiaux. Le membre inférieur est plus pauvrement représenté, avec des patellas et des fragments de fémurs, de tibias et de fibulas. L'os cortical de la diaphyse des os long est épais.

#### 4. Analyse de l'ADN ancien

Les séquences d'ADN mitochondrial extraites, d'El Sidrón, ont permis d'identifier, jusqu'à présent, des substitutions nucléotiques typiques des Néandertaliens et une insertion d'adénine

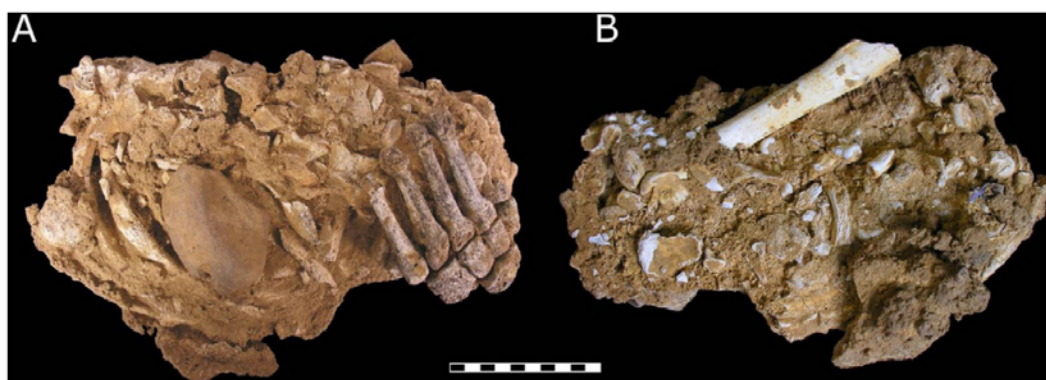


Fig. 2. Spécimen SD-437 d'El Sidrón : un bloc de sédiment contenant plusieurs os. **A.** Vue supérieure, le fossile le plus marquant est une partie de pied (os du métatarse et du tarse). **B.** Vue inférieure, une diaphyse humérale et plusieurs dents sont clairement visibles. L'échelle en centimètre.

*The El Sidrón specimen SD-437, a block of sediment containing several bones. A. Superior view, the outstanding fossil is part of an foot (metatarsus and tarsal bones). B. Inferior view, where a humerus shaft and several teeth are easily visible.*

entre les positions 16263 et 16264 (Lalueza-Fox et al., 2006, 2007). Les analyses généalogiques des séquences de l'ADNmt néandertalien, effectuées par Lalueza-Fox et al. (2006), ont mis en évidence deux groupes de séquences au sein de la variation de l'ADNmt chez Néandertal. Quelques haplotypes, ceux de Mezmaiskaya et Monte Lessini, sont clairement plus divers avec un ancrage près de la racine généalogique. Les deux possèdent A en position 16078 et T en position 16154 ; ces positions sont très stables chez les populations humaines modernes et, par conséquent, non prédisposées à des mutations récurrentes. La séquence décrite à El Sidrón appartient au second groupe, comme Felhofer 1 et 2 et Vindija 75-80. Ces données replacées dans le contexte de la recolonisation post-glaciaire en Europe suggèrent que les Néandertaliens d'Europe centrale (incluant ceux de Croatie) associés à ceux venant de la péninsule ibérique pourraient représenter un groupe génétique relativement homogène avec une histoire démographique commune qui est probablement différente de celle des autres groupes de Néandertaliens qui vivaient à l'est de l'Europe et dans la péninsule italienne. Par conséquent, il semble que, malgré leur large répartition géographique, les Néandertaliens d'El Sidrón, Felhofer et Vindija pourraient appartenir au même groupe de Néandertaliens qui s'est répandu à partir d'un hypothétique refuge glaciaire méridional après une chute démographique associée à un maximum glaciaire. Cependant de plus récentes et complètes études utilisant le génome mitochondrial complet de six Néandertaliens concluent que la faible variabilité et la forte similarité des Néandertaliens au sein de leur répartition géographique ne supportent aucun modèle phylogénétique. Ces données devront être comparées aux informations fournies par l'analyse morphologique.

La comparaison réalisée au sein des génomes complets de six Néandertaliens révèle un total de 55 positions variables au sein de 16565 nucléotides alignés, dont moins d'un tiers est localisé dans une région de contrôle (18 sites). En moyenne, l'ADNmt des six Néandertaliens différents par 20,4 substitutions (Briggs et al., 2009).

En utilisant exclusivement les données du HVR1, l'ancêtre commun le plus récent des sept séquences néandertaliennes aurait vécu il y a environ  $250\,000 \pm 65\,000$  ans (en supposant un âge d'environ 40 000 ans pour ces spécimens fossiles) selon les méthodes de coalescence. En outre, le clade contenant les quatre séquences les plus similaires (Felhofer 1 et 2, Vindija 75-80 et El Sidrón entre les positions 16076 et 16378) partageant l'haplotype G 16 078-C 16 154, a été estimé à  $130\,000 \pm 30\,000$  ans. Il est intéressant de noter que cette date correspond approximativement avec la fin de l'important maximum glaciaire daté au environ de 135 000 ans. Plus récemment, en utilisant l'approche bayésienne calibrée avec l'âge fossile des cinq séquences néandertaliennes et la divergence Homme/chimpanzé évaluée à environ 6 Ma, Briggs et al. (2009) ont estimé la date du plus récent ancêtre commun de l'ADNmt néandertalien à environ 110 000 ans.

#### 4.1. Analyses comparatives de l'ADN nucléaire

Les nouvelles techniques métagénomiques procurent des résultats tangibles dans l'effort qui est fait pour recueillir les données de l'ADN nucléaire néandertalien, lequel est presque identique à l'ADN humain moderne. Alors que la contamination de l'ADNmt des échantillons néandertaliens est relativement facile à identifier comme les séquences mitochondriales diffèrent substantiellement de celles des Hommes modernes, éviter les potentiels contaminants actuels est une question décisive lorsqu'il s'agit d'étudier l'ADN nucléaire. Le développement de nouveaux protocoles méthodologiques pour éviter ce type de contamination est possible sur le site d'El Sidrón, où la haute densité de restes humains garantit la forte probabilité de découvrir de

nouveaux fossiles dans de futures campagnes de fouilles. Actuellement, la meilleure façon de surmonter ce problème est de minimiser la source initiale de contamination au moment même de l'exhumation. Un protocole anti-contamination a été développé sur la fouille d'El Sidrón : les fossiles qui seront soumis à l'analyse de l'ADN sont extraits sous des conditions stériles, immédiatement refroidis à  $-20^{\circ}\text{C}$  et conservés ainsi jusqu'à leur arrivée au laboratoire (Forte et al., 2008). L'application de ce protocole anti-contamination semble avoir favorisé l'augmentation de la proportion endogène par rapport à celle du contaminant au sein des échantillons prélevés.

L'analyse de l'ADN nucléaire a été effectuée sur l'échantillon fossile de El Sidrón afin d'examiner les gènes spécifiques. Pour le moment deux gènes ont été identifiés : le récepteur de la mélanocortine 1 (*MC1R*) et le *FOXP2* (Krause et al., 2007 ; Lalueza-Fox et al., 2007). Le gène *MC1R* régule la pigmentation chez les Hommes et les autres vertébrés. Chez l'Homme, quelques variantes du *MC1R* avec une fonction réduite sont associées avec une peau claire et des cheveux roux. Un fragment de ce gène a été amplifié à partir de deux restes néandertaliens, dont l'un provenant du matériel d'El Sidrón (SD-1252), montre une mutation absente chez les Hommes modernes. Cette variante du *MC1R* implique une réduction de l'activité de ce gène ce qui suggère une altération dans la pigmentation de la peau et des cheveux. La présence de ce variant implique une diversité dans le niveau de pigmentation de l'Homme de Néandertal probablement à l'échelle de ce qu'il est reconnu chez les Hommes actuels. Toutefois, il est possible que le variant inactif du *MC1R* a évolué indépendamment dans les deux lignées, néandertaliennes et Hommes modernes (Lalueza-Fox et al., 2007).

Le gène *FOXP2* est connu pour avoir un rôle spécifique dans le développement de la parole et du langage (Konopka et al., 2009). Bien que *FOXP2* soit très constant chez les taxons mammaliens, il y a deux substitutions aminoacide, variantes du gène, fixées dans la lignée humaine. Ces substitutions sont en positions 911 et 977 dans la région 7 de l'exon et y sont apparues durant les derniers 200 000 ans. Ces deux substitutions aminoacide sont associées à l'émergence de l'acquisition intégrale du langage humain. Ces substitutions ont été trouvées dans deux spécimens d'El Sidrón (SD-1253 et SD-1351c) montrant que Néandertal portait une protéine *FOXP2* qui était identique à celle de l'Homme moderne dans les deux seules positions qui diffèrent entre l'Homme et le chimpanzé. Par conséquent, ces changements génétiques étaient présents chez l'ancêtre commun des populations d'Homme moderne et de Néandertal (Krause et al., 2007). Une conclusion similaire a été proposée d'après l'étude d'un autre gène nucléaire séquencé dans l'échantillon d'El Sidrón : le gène *ABO*, contrôlant le système sanguin (Lalueza-Fox et al., 2008). Deux individus néandertaliens sont du group O, avec une séquence génétique identique à celle trouvée chez les Hommes modernes. La relation établie chez les Hommes modernes entre le polymorphisme du système ABO et la résistance à certaines maladies suggère la possibilité qu'une telle relation existerait dans d'autres espèces humaines, par exemple Néandertal.

## 5. Profil paléobiologique des individus

Le NMI a été calculé d'après les restes dentaires et mandibulaires, excepté dans un cas pour lequel un individu a été identifié grâce aux restes post-crâniens (Tableau 2). Les dents isolées, les restes mandibulaires et maxillaires ont été affectés à différents individus sur la base de plusieurs critères anatomiques et morphologiques : connexion anatomique entre les alvéoles mandibulaire et maxillaire, usure occlusale des dents (suivant Skinner, 1997), facette de contact interproximale (Estalrich et al., 2011 ; Gençturk et al., 2008 ; Poisson et al., 2002 ; Rosas et al., 2006 ; Villa et

Tableau 2

Résumé des individus et des associations dentales identifiés dans l'échantillon néandertalien d'El Sidrón (Asturias, Espagne).

Summary of the individuals and dental associations identified in the El Sidrón (Asturias, Spain) neandertal fossil assemblage.

	Squelette faciale associé	Autres associations dentaires		Âge	Sexe
		Dentition inférieure	Dentition supérieure		
Adulte 1	Mandibule et maxillaire SD-1200	3 dents isolées et 12 <i>in situ</i>	Maxillaire et 9 dents isolées	Jeune adulte	Homme
Adulte 2	Hémimandibule et maxillaire SD-1427	2 dents isolées et 8 <i>in situ</i>	Maxillaire et 3 dents isolées	Jeune adulte	Homme
Adulte 3	Hémimandibule	2 dents isolées et 8 <i>in situ</i>	Canine	Adulte mature	Femme
Adulte 4	Fragment de mandibule et maxillaire	10 dents isolées et 2 <i>in situ</i>	3 dents isolées	Jeune adulte	Femme
Adulte 5	Rangée dentaire trouvée <i>in situ</i> et maxillaire SD-2010	8 dents <i>in situ</i>	Aucune	Adulte mature	Femme
Adulte 6		7 dents isolées	4 dents isolées	Adulte mature	Homme
Adulte 7		3 dents isolées		Adulte mature	?
Adolescent 1	Fragment de maxillaire	6 dents isolées	2 dents isolées	Adolescent	Homme
Adolescent 2	Petit fragment mandibulaire	7 dents isolées	10 dents isolées	Adolescent Environ 12–13 ans	?
Adolescent 3	Petit fragment mandibulaire	3 dents isolées et 1 <i>in situ</i>	7 dents isolées	Adolescent Environ 11–12 ans	Homme
Juvénile 1	Mandibule et éléments du postcrânien	2 dents isolées et 10 <i>in situ</i>	11 dents isolées	Juvénile Environ 5–6 ans	Homme ?
Juvénile 2	Eléments du postcrânien	aucune	aucune	Juvénile Environ 8–10 ans	?
Enfant 1				Enfant 1,5–3 ans Tibia, SDR-157	?

Giacobini, 1995), développement dentaire et vitesse d'éruption (suivant Granat et Heim, 2003, mais voir aussi Smith et al., 2007), et similarité de la morphologie des couronnes dentaires.

Treize individus néandertaliens ont été identifiés dans l'échantillonnage fossile de El Sidrón (Rosas et al., soumis). Onze ont été déterminés à partir de la dentition permanente : sept adultes et trois adolescents. Les adultes sont définis comme Adulte 1, Adulte 2, Adulte 3, Adulte 4, Adulte 5, Adulte 6 et Adulte 7 (Fig. 3). Les trois autres individus (adolescents) ont été identifiés sur la base de l'absence de l'éruption des troisièmes molaires et des facettes d'usure interproximale des deuxième molaires. Ils sont nommés Adolescent 1, Adolescent 2, Adolescent 3 (Fig. 4). De plus, un juvénile (Juvénile 1, Fig. 4) a été défini sur la base de la présence de la seconde molaire déciduale supérieure droite (dm2 D) (Rosas et al., 2006), qui ne peut pas être attribuée aux individus identifiés précédemment en raison de l'incompatibilité du stade de développement (Granat et Heim, 2003 ; Schour et Massler, 1941 ; Ubelaker, 1989). Un autre juvénile a été identifié sur la base des éléments du squelette postcrânien. Finalement, un fragment distal de tibia



droit a permis d'identifier un enfant âgé entre 1,5 et 3 ans (Enfant 1, Fig. 4) (Egocheaga et Sierra, 2005 ; Rosas et al., 2006).

### 5.1. Les individus adultes

L'Adulte 1, l'Adulte 2 et l'Adulte 6 sont attribués au sexe masculin tandis que l'Adulte 3, l'Adulte 4 et l'Adulte 5 sont rattachés au sexe féminin sur la base de la taille moyenne des canines du site d'El Sidrón, selon Bermúdez de Castro et al. (1993, 2001, 2004), et des mesures mandibulaires (Rosas et al., 2002) et des études génétiques (Lalueza-Fox et al., 2011).

L'estimation de l'âge à la mort des individus adultes est établie à partir de l'usure dentaire occlusale. Cet échantillon se caractérise par une usure occlusale modérée, variant du stade 3 (avec une légère exposition de la dentine à la pointe des cuspides) au stade 5 (étalement de la dentine sans coalescence) proposés par Skinner (1997). L'Adulte 6 possède le plus important degré d'usure occlusale, faisant de cet individu le plus vieux reconnu au sein de l'échantillon, correspondant à un homme d'âge moyen. L'Adulte 3 et l'Adulte 5 sont des femmes d'âge moyen tandis que les adultes 1, 2 et 4 sont jeunes.

Des sillons interproximaux ou *tooth-pick* ont été trouvés sur la dentition postérieure des adultes 5 et 6, les deux individus néandertaliens ayant l'usure occlusale la plus élevée.

Des striations culturelles et un émail effrité (éclat détaché de la couronne) ont été observés sur la dentition antérieure de tous les individus suggérant une utilisation intense de la dentition antérieure en tant que troisième main.

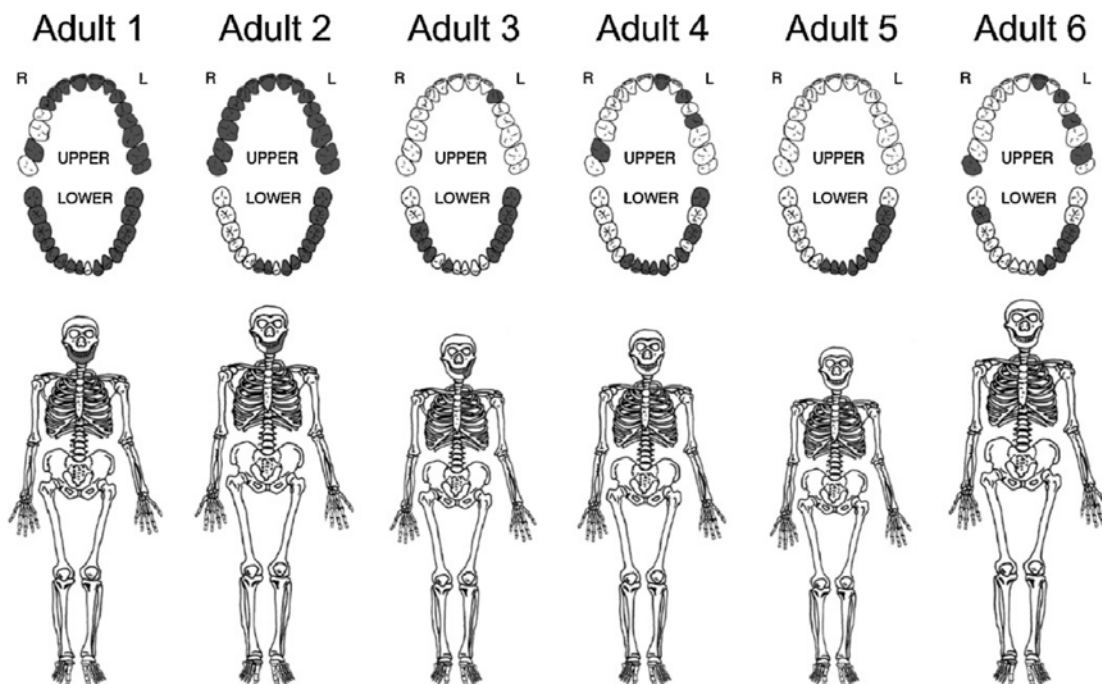


Fig. 3. Individus adultes identifiés dans l'échantillon d'El Sidrón. Restes dentaires et osseux associés à chaque individu. La taille des squelettes reflète la taille relative des individus. Adulte 7 n'est pas inclus.

Adult individuals identified from the El Sidrón site. Dental and skeletal pieces associated to each individual. Size of the skeletons denotes relative size of the individuals (Adult 7 is not included).

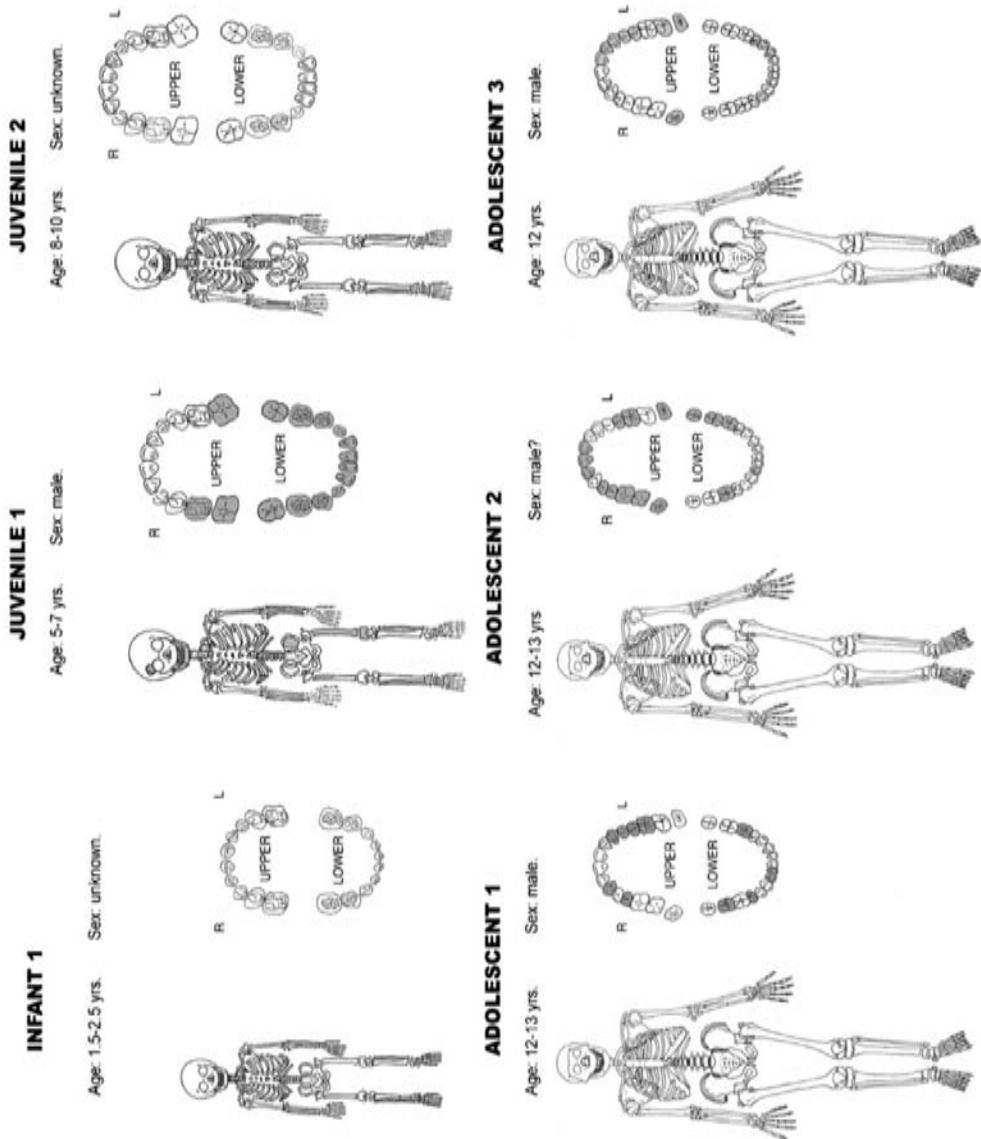


Fig. 4. Individus immatures identifiés dans l'échantillon d'El Sidrón. Restes dentaires et osseux associés à chaque individu. La taille des squelettes reflète la taille relative des individus. *Immature individuals identified from the El Sidrón site. Dental and skeletal pieces associated to each individual. Size of the skeletons denotes relative size of the individuals.*

La stature estimée des hommes couvre un intervalle compris entre  $164 \pm 4,05$  cm et  $170,6 \pm 4,3$  cm. La stature estimée des femmes se situe entre  $152,6 \pm 4,4$  cm et  $161 \pm 4,5$  cm.

L'hypoplasie de l'émail a été observée chez tous les adultes (à l'exception de l'Adulte 5) et serait advenue lorsque les individus avaient entre deux et quatre ans environ. Sur l'Adulte 3 et 4, un autre épisode d'hypoplasie a été identifié sur les cuspides de la troisième molaire, probablement à un âge aux alentours de 11 ans. L'Adulte 5 a eu une unique période d'hypoplasie pendant la première année de sa vie. Cet épisode fût court mais très intense, affectant la forme de la première molaire.

Le tartre dentaire est présent chez tous les adultes, principalement sur la face linguale des dents frontales et buccale sur les molaires. La seule pathologie buccale a été observée sur l'Adulte 2. Une de ces dents a subi des modifications (la canine permanente inférieure gauche est déplacée sous la région molaire du corps mandibulaire). Une dent anormale se trouve à la place de la canine permanente gauche de la mandibule, et on observe également un abcès mandibulaire sous la région molaire gauche (Prieto, 2005). Il est possible que de cette pathologie ait causé des douleurs et des difficultés lors de la mastication. Un dépôt de tartre sur la face occlusale des molaires maxillaires gauches aurait aussi eu pour conséquence une mastication douloureuse.

### 5.2. Les individus adolescents

Les trois adolescents d'El Sidrón ont un âge estimé entre 12 ans et 15 ans (selon la méthode proposée par Granat et Heim, 2003), leurs trois molaires sont encore en formation et ne présentent pas de micro-usures occlusales, témoignant d'une absence d'éruption quelle soit occlusale ou gingivale.

Deux épisodes hypoplasiques ont été identifiés, le premier pendant l'enfance (autour de la troisième ou de la quatrième année de la vie) et le second lors des débuts de l'adolescence (autour de la onzième année de la vie, peut-être pendant les derniers mois de la vie pour l'Adolescent 3). Mais dans le cas de ce dernier, le premier épisode indique qu'un événement long et intense a affecté entièrement la dentition, occasionnant une déformation de la forme de la dent. Sur la base de la taille des canines, l'Adolescent 1 et l'Adolescent 3 ont été identifiés comme des individus mâles, tandis que le sexe de l'Adolescent 2 demeure inconnu. L'effritement de l'émail aussi bien que les striations culturelles qui ont été observées indiquent l'utilisation de la dentition antérieure en tant que troisième main.

De légers dépôts de tartre dentaire ont été observés sur la surface labiale des dents.

### 5.3. Les individus juvéniles

Le Juvénile 1 correspond à un individu masculin dont l'âge a été estimé à cinq ans et deux mois. Il n'y a aucune preuve de désagrégation en éclat de l'émail ni de striations culturelles, suggérant que ces dents n'ont guère dû être utilisées pour des activités non-masticatrices. Il a souffert d'un stress physiologique quand il était enfant. Aucun dépôt de tartre n'a été observé.

### 5.4. L'individu enfant

L'âge à la mort de l'enfant 1 a été estimé entre 1,5 et trois ans au regard de la morphologie et des dimensions du fragment distal du tibia (Egocheaga et Sierra, 2005). Il n'y a aucun reste dentaire associé à cet individu. Un cinquième métatarse et une première phalange de l'hallux

apparaissent être du même stade de développement que le fragment de tibia appartenant à cet individu.

## 6. Discussion

### 6.1. Âge et sexe

L'échantillon néandertalien du site d'El Sidrón est composé de six individus immatures (trois adolescents, deux juvéniles et un enfant) et sept individus adultes. L'âge des individus immatures est compris dans un éventail allant de 1,5 an à moins de 15 ans. Ces spécimens sont aussi associés à des éléments post-crâniens qui indiquent, grâce à la fusion des épiphyses, un âge biologique identique. Par conséquent le stade de développement dentaire et post-crânien corrobore l'âge estimé pour l'Enfant 1, le Juvénile 1, le Juvénile 2, l'Adolescent 1, l'Adolescent 2 et l'Adolescent 3.

Le degré d'usure occlusale des dents permet de considérer l'Adulte 1, l'Adulte 2 et l'Adulte 4 comme de jeunes adultes, alors que l'Adulte 3 et l'Adulte 5 sont un peu plus âgés ; l'Adulte 6, dont le degré d'usure occlusale est important, est le plus vieil individu du groupe.

Sur la base des analyses des mesures mandibulaires et sur la différence de taille des canines, trois femmes (Adulte 3, Adulte 4 et Adulte 5) et cinq hommes (Adulte 1, Adulte 2, Adulte 6, Adolescent 1 et Adolescent 3) se distinguent. Le Juvénile 1 semble être aussi un individu mâle, bien que des analyses plus approfondies soient nécessaires pour confirmer son attribution. Finalement, en raison du manque de preuve, il n'est pas possible d'identifier le sexe de l'Adolescent 2, du Juvénile 2 et de l'Enfant 1.

### 6.2. Stress physiologique

Presque tous les individus d'El Sidrón associés à des restes dentaires présentent au moins un épisode de stress physiologique stigmatisé par une hypoplasie de l'émail dentaire (HED) qui affecte deux ou trois dents. Le type principal d'hypoplasie détectée dans cette approche correspond à un émail piqueté de façon linéaire. Ce sont surtout les canines et incisives, supérieures et inférieures, qui en sont affectées. L'hypoplasie se produit le plus fréquemment entre deux et quatre ans. Par ailleurs, un autre épisode a été observé à presque 12 ans. Cette situation apparaît habituelle au sein des populations néandertaliennes (Ogilvie et al., 1989). Ces hypoplasies peuvent être interprétées comme un stress physiologique (la malnutrition) affectant le développement ontogénétique du groupe, avec un premier épisode probablement associé à un sevrage et, chez certains individus, un autre épisode intense à l'adolescence, qui pourrait être corrélé avec l'entrée dans l'âge adulte biologique.

### 6.3. Pathologie

La présence de tartre dentaire a été décrite chez tous les individus identifiés. Il est abondant sur les faces linguale et buccale des dents. Le dépôt de tartre dentaire couvre principalement le collet (jonction émail-cément) de la dent, mais à peine la jonction émail/dentine du côté de la racine, c'est-à-dire que ce sont des dépôts supragingivaux qui indiquent une bonne santé bucco-dentaire sans maladie périodontale. Il faut cependant noter que, chez l'Adulte 2, les dépôts de tartre ont couvert la surface occlusale de la deuxième et troisième molaire gauche du maxillaire. Ceci pourrait indiquer une absence de contact entre la deuxième et troisième molaire de la mandibule

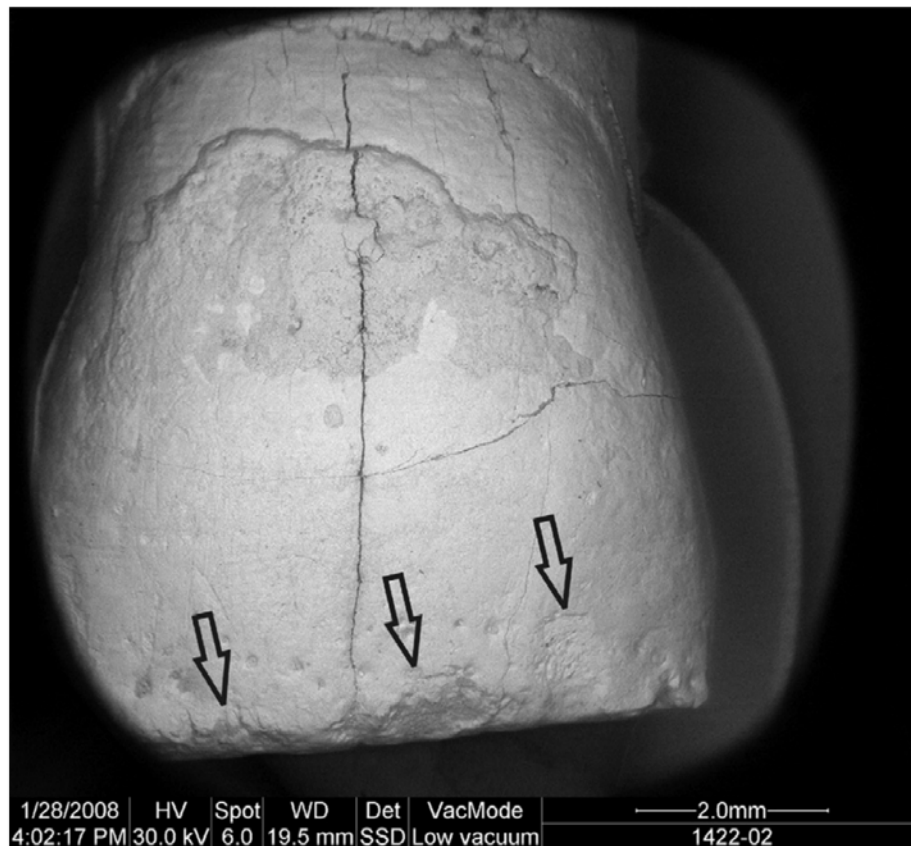


Fig. 5. Éclat de l'émail sur le bord occlusal d'une incisive latérale supérieure. Photographie au Microscopie Électronique à Balayage (MEB). Échelle = 2 mm.

*Chipping enamel on the incisal edge of an upper second incisor. Picture taken with an Environmental Scanning Electron Microscope. Scale bar = 2 mm.*

et du maxillaire pendant la mastication. Aucune preuve de lésion traumatique n'a été identifiée sur les os longs.

#### 6.4. *Activité non-masticatrice et traits dentaires associés*

L'utilisation de la dentition dans une activité non-masticatrice est avérée par la présence de striations culturelles (communément trouvées sur les individus d'El Sidrón), de sillons interproximaux et de négatifs d'éclats d'émail.

Bien qu'il soit habituel de trouver des sillons interproximaux dans les populations néandertaliennes, ces traits d'usure sont occasionnels et superficiels sur les restes humains d'El Sidrón, et semblent correspondre aux premiers stades de formation (Grine et al., 2000). Ce trait d'usure est associé généralement avec une usure occlusale et une résorption dento-alvéolaire avancées (Formicola, 1988 ; Ungar et al., 2001). Ce n'est pas le cas dans ce groupe, où les individus présentent un léger degré d'usure occlusale quand ils sont comparés avec les autres hominins du Pléistocène, comme chez l'échantillon du Pléistocène moyen d'Atapuerca (Bermúdez de Castro et Nicolás, 1997 ; Bermúdez de Castro et al., 2004). Ceci pourrait expliquer l'absence de sillons interproximaux bien développés.

L'existence de négatif d'éclat sur l'émail (Fig. 5) a été décrite chez tous les individus avec la dentition qui lui est associée. Ce phénomène est plus fréquent sur la dentition antérieure que sur les dents postérieures. Ceci est particulièrement développé chez l'Adulte 2, essentiellement sur la partie labiale de la surface incisive. Il n'y a pas de conséquence étiologique clairement reconnue pour ce trait chez les néandertaliens. Chez certaines populations humaines (les aborigènes d'Australie), l'écaillage de l'émail est causé par l'utilisation de la dentition antérieure comme une troisième main dans les activités telles que l'affûtage des outils en silex, le traitement du cuir ou le découpage de certains matériaux qu'ils effectuent tout en les maintenant entre les dents (Gould, 1968). Ce trait a aussi été noté, entre autres, chez les populations Inuits du Canada (Merbs, 1983), sur deux squelettes de l'âge de l'Empire romain en Italie (Belcastro et al., 2004), sur les individus de la nécropole épipaléolithique de Taforalt au Maroc (Bonfiglioli et al., 2004) et sur les hominins du Pléistocène moyen d'Atapuerca-SH (Lozano-Ruiz et al., 2004, 2008). De futures études permettront de tester cette hypothèse.

#### 6.5. Affinités évolutives et ADN ancien

Les individus d'El Sidrón montrent une constellation de caractères typiques des Néandertaliens classiques répartis sur la totalité du squelette (Rosas et Aguirre, 1999 ; Rosas et al., 2006, 2008a). Le nombre élevé de spécimens (Tableau 1) et la présence d'au moins 11 individus, fait d'El Sidrón l'échantillon néandertalien le plus complet de la péninsule ibérique. Cette zone géographique est déterminante pour l'étude de l'histoire évolutive de Néandertal pour deux raisons. De plus, la proximité géographique du site de El Sidrón (Asturies) avec les collines d'Atapuerca (Burgos), où les hominins de la Sima de los Huesos montrent les premières apomorphies de la lignée néandertalienne (Arsuaga et al., 1997 ; Rosas, 1992), fournit la base pour une meilleure compréhension de la lignée évolutive de Néandertal. En outre, le fait que la plus récente occupation néandertalienne ait été découverte dans le sud de l'Ibérie (Finlayson et al., 2006 ; Walker et al., 2008), désigne cette région comme l'un des derniers refuges de cette espèce. Par conséquent, les sites et le matériel humain provenant d'Ibérie peuvent contribuer significativement à la compréhension de l'évolution et de l'extinction des Néandertaliens.

L'un des aspects significatifs qui ressort de cette étude est lié au degré et à la signification de la variabilité au sein des populations néandertaliennes. Actuellement, la variabilité de Néandertal a été essentiellement expliquée sur la base de deux facteurs biologiques. En premier lieu, la variation est expliquée comme la conséquence d'une structuration géographique, soit sous l'influence adaptative du climat soit par dérive génétique. En second lieu, la variabilité décelée au sein et entre les populations néandertaliennes a été expliquée par un facteur général inhérent à la variation de chaque espèce d'hominoïde. Ce dernier facteur inclut la taille et l'allométrie, le dimorphisme sexuel, et plus significativement le modèle prenant en compte la forme de la tête (Bastir et al., 2005 ; Enlow, 1990).

Les analyses de la variation mandibulaire, par l'approche traditionnelle et par la morphométrie géométrique, corroborent l'hypothèse d'une structuration géographique pour les différences particulières entre le nord et le sud (Rosas et al., 2006, 2007). Bien que les analyses précédentes aient mis en évidence un certain degré de différences géographiques au sein de l'échantillon néandertalien (Caramelli et al., 2006 ; Lalueza-Fox et al., 2006), ceci n'a pas été corroboré par les récentes études publiées sur l'ADN ancien (Briggs et al., 2009). Des données plus précises et des études spécifiquement focalisées sur ce problème sont nécessaires pour le résoudre.

Afin de mieux comprendre les facteurs qui sous-tendent la variation morphologique des néandertaliens, une approche complémentaire est proposée par l'étude des restes occipitaux du site de El Sidrón (Bastir et al., 2010). La morphologie de l'occipital met en évidence l'existence d'un spectre de variation morphologique intraspécifique de la boîte crânienne, similaire à la variation de la sphéricité neurocrânienne (brachycéphalie, dolichocéphalie) des Hommes modernes (Rosas et al., 2008b). Cette interprétation s'accorde avec les observations de Gunz et Harvati (2007) qui signalent un modèle d'intégration similaire pour les Néandertaliens et les Hommes modernes qui s'exprime morphologiquement en termes de globularité. Ces auteurs relient la variation de la forme de l'occipital avec la forme du cerveau plutôt qu'avec la taille, une interprétation qui vraisemblablement s'applique également aux présentes observations. Si notre interprétation est juste, alors les Néandertaliens de El Sidrón montreraient une morphologie neurocrânienne brachycéphale (similaire à Spy 2, La Chaise BD6, et Salzitter-Lebenstedt) alors que les autres Néandertaliens (La Chapelle, Guatarri, Spy 1) montreraient plutôt un modèle morphologique dolichocéphale. Un dernier point en faveur de l'hypothèse de la sphéricité en tant qu'important facteur de variation intraspécifique chez Néandertal provient de l'analyse de la variation mandibulaire (et faciale) chez Néandertal et/ou leurs ancêtres (Bastir et al., 2005). Ces études suggèrent une similarité du modèle de variation faciale au sein des Hommes modernes et des fossiles de la lignée néandertalienne aussi bien qu'un possible facteur géographique dans la variation de la sphéricité crânienne (Rosas et al., 2006). De futures études devraient aborder ces importantes questions plus en détail.

En conclusion, les spécimens d'El Sidrón offrent un nouveau matériel permettant de renouveler l'exploration d'anciennes questions et d'en aborder de nouvelles. La possibilité de combiner des méthodologies hautement sophistiquées avec celles plus classiques ouvre un champ d'étude prometteur dans le but de redéfinir la nature biologique de Néandertal et peut-être par extension la notre.

## Remerciements

Nous sommes reconnaissants à toutes les personnes qui ont participé au travail de terrain à El Sidrón. Ce travail est supporté par le ministère de la Culture de la Province des Asturies, « Grant sponsor » : université de la Convention d'Oviedo-CSIC, numéro Grant : 060501040023. Certaines parties de l'étude ont été financées par le ministère espagnol de l'Éducation et des Sciences, numéro Grant : CGL2009-09013. EFK est supporté par European Virtual Anthropology Network (EVAN), projet MRTN-CT-2005-019564.

Traduit de l'anglais par Tony Chevalier.

## Références

- Arsuaga, J.L., Martínez, I., Gracia, A., Lorenzo, C., 1997. The Sima de los Huesos crania (Sierra de Atapuerca, Spain). A comparative study. *Journal of Human Evolution* 33, 219–281.
- Bastir, M., Rosas, A., Sheets, D.H., 2005. The morphological integration of the hominoid skull: A Partial Least Squares and PC analysis with morphogenetic implications for European Mid-Pleistocene mandibles. In: Slice, D. (Ed.), *Modern Morphometrics in Physical Anthropology*. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York, pp. 265–284.
- Bastir, M., Rosas, A., García-Tabernero, A., Peña, A., Estalrich, A., de la Rasilla, M., Fortea, J., 2010. Comparative morphology and morphometric assessment of the neandertal occipital remains from the El Sidrón site (Asturias, Northern Spain) (years 2000–2008). *Journal of Human Evolution* 58, 68–78.
- Belcastro, M.G., Mariotti, V., Facchini, F., Bonfiglioli, B., 2004. Proposal of a data collection form to record dento-alveolar features-application to two roman skeletal samples from Italy. *Collegium Antropologicum* 28, 161–171.



- Bermúdez de Castro, J.M., Durand, A.I., Ipiña, S.L., 1993. Sexual dimorphism in the human dental sample from the SH site (Sierra de Atapuerca, Spain): a statistical approach. *Journal of Human Evolution* 24, 43–56.
- Bermúdez de Castro, J.M., Sarmiento, S., Cunha, E., Rosas, A., Bastir, M., 2001. Dental size variation in the Atapuerca-SH Middle Pleistocene hominids. *Journal of Human Evolution* 41, 195–209.
- Bermúdez de Castro, J.M., Martínón-Torres, M., Lozano, M., Sarmiento, S., Muela, A., 2004. Paleodemography of the Atapuerca: Sima de Los Huesos Hominin sample: a revision and new approaches to the paleodemography of the European Middle Pleistocene population. *Journal of Anthropological Research* 60, 5–26.
- Bermúdez de Castro, J.M., Nicolás, M.E., 1997. Palaeodemography of the Atapuerca-SH Middle Pleistocene hominid sample. *Journal of Human Evolution* 33, 333–355.
- Bonfiglioli, B., Mariotti, V., Facchini, F., Belcastro, M.G., Condemi, S., 2004. Masticatory and non-masticatory dental modifications in the Epipalaeolithic Necropolis of Taforalt (Morocco). *International Journal of Osteoarchaeology* 14, 448–456.
- Briggs, A.W., Good, J.M., Green, R.E., Krause, J., Maricic, T., Stenzel, U., Lalueza-Fox, C., Rudan, P., Brajković, D., Kučan, Ž., Gušić, I., Schmitz, R., Doronichev, V.B., Golovanova, L.V., de la Rasilla, M., Fortea, J., Rosas, A., Pääbo, S., 2009. Targeted retrieval and analysis of five neandertal mtDNA genomes. *Science* 325, 318–321.
- Cañaveras, J.C., Sánchez-Moral, S., Lario, J., Cuezva, S., Fernández Cortés, A., Muñoz Cervera, M. C. 2011. En: De la Rasilla, M., Rosas, A., Cañaveras, J.C. y Lalueza-Fox, C. 2011. La Cueva de El Sidrón (Borines, Piloña, Asturias). Una investigación interdisciplinar de un grupo neandertal. Excavaciones arqueológicas de Asturias. Monografías I. Gobierno del Principado de Asturias. Oviedo 43–63 pp.
- Caramelli, D., Lalueza-Fox, C., Condemi, S., Longo, L., Milani, L., Manfredini, A., De Saint Pierre, M., Adoni, F., Lari, M., Giunti, P., 2006. A highly divergent mtDNA sequence in a neandertal individual from Italy. *Current Biology* 16, 630–632.
- Egocheaga, J.E., Sierra, M.J., 2005. Identificación de un infante en la colección SDR-1994 de fósiles del Hombre de Sidrón. *Revista Española de Antropología Física* 25, 1–6.
- Enlow, D.H., 1990. *Facial Growth*. W.B. Saunders Company, Philadelphia.
- Estalrich, A., Rosas, A., García-Vargas, S., García-Tabernero, A., Santamaría, D., de la Rasilla, M., 2011. Brief communication: Subvertical grooves on interproximal wear facets from the El Sidrón (Asturias Spain) Neandertal dental sample. *American Journal of Physical Anthropology* 144, 154–161.
- Finlayson, C., Pacheco, F.G., Rodríguez-Vidal, J., Fa, D.A., Gutiérrez López, J.M., Santiago Pérez, A., Finlayson, G., Allue, E., Baena Preysler, J., Cáceres, I., Carrión, J.S., Fernández Jalvo, Y., Glead-Owen, C.P., Jimenez Espejo, F.J., López, P., López Saez, J.A., Riquelme Cantal, J.A., Sánchez Marco, A., Guzman, F.G., Brown, K., Fuentes, N., Valarino, C.A., Villalpando, A., Stringer, C.B., Martínez Ruiz, F., Sakamoto, T., 2006. Late survival of Neanderthals at the southernmost extreme of Europe. *Nature* 443, 850–853.
- Formicola, V., 1988. Interproximal grooving of teeth: additional evidence and interpretation. *Current Anthropology* 29, 663–668.
- Fortea, J., de la Rasilla, M., Martínez, E., Sánchez-Moral, S., Cañaveras, J.C., Cuezva, S., Rosas, A., Soler, V., Juliá, R., De Torres, T., Ortiz, J.E., Castro, J., Badal, E., Altuna, J., Alonso, J., 2003. La Cueva de El Sidrón (Borines, Piloña Asturias): Primeros resultados. *Estudios Geológicos* 59, 159–179.
- Fortea, J., de la Rasilla, M., García-Tabernero, A., Gigli, E., Rosas, A., Lalueza-Fox, C., 2008. Excavation protocol of bone remains for neandertal DNA analysis in El Sidrón Cave (Asturias, Spain). *Journal of Human Evolution* 55, 353–357.
- Gençtürk, I., Alpagut, B., Andrews, P., 2008. Interproximal wear facets and tooth associations in the Paşalar hominoid sample. *Journal of Human Evolution* 54, 480–493.
- Gould, R.A., 1968. *Living Archaeology: the Ngatjara of Western Australia*. Southwestern. *Journal of Anthropology* 24, 101–122.
- Granat, J., Heim, J.L., 2003. Nouvelle méthode d'estimation de l'âge dentaire de Néandertaliens. *L'Anthropologie* 10782, 171–202.
- Grine, F.E., Henshilwood, C.S., Sealy, J.C., 2000. Human remains from Blombos Cave, South Africa: 1997–1998 excavations. *Journal of Human Evolution* 18, 755–765.
- Gunz, P., Harvati, K., 2007. The Neanderthal “chignon”: variation, integration, and homology. *Journal of Human Evolution* 52, 262–274.
- Konopka, G., Bomar, J.M., Winden, K., Coppola, G., Jonsson, Z.O., Gao, F., Peng, S., Preuss, T.M., Wohlschlegel, J.A., Geschwind, D.H., 2009. Human-specific transcriptional regulation of CNS development genes by FOXP2. *Nature* 462, 213–217.
- Krause, J., Lalueza-Fox, C., Orlando, L., Enard, W., Green, R.E., Burbano, H.A., Hublin, J.-J., Hänni, C., Fortea, J., de la Rasilla, M., Bertranpetit, J., Rosas, A., Pääbo, S., 2007. The derived FOXP2 variant of modern humans was shared with Neandertals. *Current Biology* 17, 1908–1912.



- Bermúdez de Castro, J.M., Durand, A.I., Ipiña, S.L., 1993. Sexual dimorphism in the human dental sample from the SH site (Sierra de Atapuerca, Spain): a statistical approach. *Journal of Human Evolution* 24, 43–56.
- Bermúdez de Castro, J.M., Sarmiento, S., Cunha, E., Rosas, A., Bastir, M., 2001. Dental size variation in the Atapuerca-SH Middle Pleistocene hominids. *Journal of Human Evolution* 41, 195–209.
- Bermúdez de Castro, J.M., Martínón-Torres, M., Lozano, M., Sarmiento, S., Muela, A., 2004. Paleodemography of the Atapuerca: Sima de Los Huesos Hominin sample: a revision and new approaches to the paleodemography of the European Middle Pleistocene population. *Journal of Anthropological Research* 60, 5–26.
- Bermúdez de Castro, J.M., Nicolás, M.E., 1997. Palaeodemography of the Atapuerca-SH Middle Pleistocene hominid sample. *Journal of Human Evolution* 33, 333–355.
- Bonfiglioli, B., Mariotti, V., Facchini, F., Belcastro, M.G., Condemi, S., 2004. Masticatory and non-masticatory dental modifications in the Epipalaeolithic Necropolis of Taforalt (Morocco). *International Journal of Osteoarchaeology* 14, 448–456.
- Briggs, A.W., Good, J.M., Green, R.E., Krause, J., Maricic, T., Stenzel, U., Lalueza-Fox, C., Rudan, P., Brajković, D., Kučan, Ž., Gušić, I., Schmitz, R., Doronichev, V.B., Golovanova, L.V., de la Rasilla, M., Fortea, J., Rosas, A., Pääbo, S., 2009. Targeted retrieval and analysis of five neandertal mtDNA genomes. *Science* 325, 318–321.
- Cañaveras, J.C., Sánchez-Moral, S., Lario, J., Cuezva, S., Fernández Cortés, A., Muñoz Cervera, M. C. 2011. En: De la Rasilla, M., Rosas, A., Cañaveras, J.C. y Lalueza-Fox, C. 2011. La Cueva de El Sidrón (Borines, Piloña, Asturias). Una investigación interdisciplinar de un grupo neandertal. Excavaciones arqueológicas de Asturias. Monografías I. Gobierno del Principado de Asturias. Oviedo 43–63 pp.
- Caramelli, D., Lalueza-Fox, C., Condemi, S., Longo, L., Milani, L., Manfredini, A., De Saint Pierre, M., Adoni, F., Lari, M., Giunti, P., 2006. A highly divergent mtDNA sequence in a neandertal individual from Italy. *Current Biology* 16, 630–632.
- Egocheaga, J.E., Sierra, M.J., 2005. Identificación de un infante en la colección SDR-1994 de fósiles del Hombre de Sidrón. *Revista Española de Antropología Física* 25, 1–6.
- Enlow, D.H., 1990. *Facial Growth*. W.B. Saunders Company, Philadelphia.
- Estalrich, A., Rosas, A., García-Vargas, S., García-Tabernero, A., Santamaría, D., de la Rasilla, M., 2011. Brief communication: Subvertical grooves on interproximal wear facets from the El Sidrón (Asturias Spain) Neandertal dental sample. *American Journal of Physical Anthropology* 144, 154–161.
- Finlayson, C., Pacheco, F.G., Rodríguez-Vidal, J., Fa, D.A., Gutiérrez López, J.M., Santiago Pérez, A., Finlayson, G., Allue, E., Baena Preysler, J., Cáceres, I., Carrión, J.S., Fernández Jalvo, Y., Glead-Owen, C.P., Jimenez Espejo, F.J., López, P., López Saez, J.A., Riquelme Cantal, J.A., Sánchez Marco, A., Guzman, F.G., Brown, K., Fuentes, N., Valarino, C.A., Villalpando, A., Stringer, C.B., Martínez Ruiz, F., Sakamoto, T., 2006. Late survival of Neanderthals at the southernmost extreme of Europe. *Nature* 443, 850–853.
- Formicola, V., 1988. Interproximal grooving of teeth: additional evidence and interpretation. *Current Anthropology* 29, 663–668.
- Fortea, J., de la Rasilla, M., Martínez, E., Sánchez-Moral, S., Cañaveras, J.C., Cuezva, S., Rosas, A., Soler, V., Juliá, R., De Torres, T., Ortiz, J.E., Castro, J., Badal, E., Altuna, J., Alonso, J., 2003. La Cueva de El Sidrón (Borines, Piloña Asturias): Primeros resultados. *Estudios Geológicos* 59, 159–179.
- Fortea, J., de la Rasilla, M., García-Tabernero, A., Gigli, E., Rosas, A., Lalueza-Fox, C., 2008. Excavation protocol of bone remains for neandertal DNA analysis in El Sidrón Cave (Asturias, Spain). *Journal of Human Evolution* 55, 353–357.
- Gençtürk, I., Alpagut, B., Andrews, P., 2008. Interproximal wear facets and tooth associations in the Paşalar hominoid sample. *Journal of Human Evolution* 54, 480–493.
- Gould, R.A., 1968. *Living Archaeology: the Ngatjara of Western Australia*. Southwestern. *Journal of Anthropology* 24, 101–122.
- Granat, J., Heim, J.L., 2003. Nouvelle méthode d'estimation de l'âge dentaire de Néandertaliens. *L'Anthropologie* 107/82, 171–202.
- Grine, F.E., Henshilwood, C.S., Sealy, J.C., 2000. Human remains from Blombos Cave, South Africa: 1997–1998 excavations. *Journal of Human Evolution* 18, 755–765.
- Gunz, P., Harvati, K., 2007. The Neandertal “chignon”: variation, integration, and homology. *Journal of Human Evolution* 52, 262–274.
- Konopka, G., Bomar, J.M., Winden, K., Coppola, G., Jonsson, Z.O., Gao, F., Peng, S., Preuss, T.M., Wohlschlegel, J.A., Geschwind, D.H., 2009. Human-specific transcriptional regulation of CNS development genes by FOXP2. *Nature* 462, 213–217.
- Krause, J., Lalueza-Fox, C., Orlando, L., Enard, W., Green, R.E., Burbano, H.A., Hublin, J.-J., Hänni, C., Fortea, J., de la Rasilla, M., Bertranpetit, J., Rosas, A., Pääbo, S., 2007. The derived FOXP2 variant of modern humans was shared with Neandertals. *Current Biology* 17, 1908–1912.

- Lalueza-Fox, C., Sampietro, M.L., Caramelli, D., Puder, Y., Lari, M., Calafell, F., Martínez-Maza, C., Bastir, M., Fortea, J., de la Rasilla, M., Bertranpetit, J., Rosas, A., 2005. Neandertal evolutionary genetics: mitochondrial DNA data from the Iberian Peninsula. *Molecular Biology and Evolution* 22, 1077–1081.
- Lalueza-Fox, C., Krause, J., Caramelli, D., Catalano, G., Milani, L., Sampietro, M.L., Calafell, F., Martínez-Maza, C., Bastir, M., García-Tabernero, A., de la Rasilla, M., Fortea, J., Pääbo, S., Bertranpetit, J., Rosas, A., 2006. Mitochondrial DNA of an Iberian Neandertal suggests a population affinity with other European Neandertals. *Current Biology* 16, 629–630.
- Lalueza-Fox, C., Römpler, H., Caramelli, D., Stäubert, C., Catalano, G., Hughes, D., Rohland, N., Pilli, E., Longo, L., Condemi, S., de la Rasilla, M., Fortea, J., Rosas, A., Stoneking, M., Schöneberg, T., Bertranpetit, J., Hofreiter, M., 2007. A melanocortin 1 receptor allele suggests varying pigmentation among Neanderthals. *Science* 318, 1453.
- Lalueza-Fox, C., Gigli, E., de la Rasilla, M., Fortea, J., Rosas, A., Bertranpetit, J., Krause, J., 2008. Genetic characterization of the ABO blood group in Neandertals. *BMC Evolutionary Biology* 8, 342.
- Lalueza-Fox, C., Rosas, A., Estalrich, A., Gigli, E., Campos, P.F., García-Tabernero, A., García-Vargas, S., Sánchez-Quinto, F., Ramírez, O., Civit, S., Bastir, M., Huguet, R., Santamaría, D., Gilbert, M.T.P., Willerslev, E., de la Rasilla, M., 2011. Genetic evidence for patrilocal mating behaviour among Neandertal groups. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108, 250–253.
- Lozano-Ruiz, M., Bermúdez de Castro, J.M., Martínón-Torres, M., Sarmiento, S., 2004. Cutmarks on fossil human anterior teeth of the Sima de los Huesos site (Atapuerca, Spain). *Journal of Archaeological Science* 31, 1127–1135.
- Lozano-Ruiz, M., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., Arsuaga, J.L., 2008. Non-Masticatory uses of the anterior teeth of Sima de los Huesos individuals (Sierra de Atapuerca, Spain). *Journal of Human Evolution* 55, 713–728.
- Merbs, C., 1983. Patterns of Activity Induced Pathology in a Canadian Inuit Population. *Mercury Series: Archaeological Survey of Canada. Paper No. 119. National Museums of Canada, Ottawa.*
- Ogilvie, M.D., Curran, B.K., Trinkaus, E., 1989. Incidence and patterning of dental enamel hypoplasia among the Neandertals. *American Journal of Physical Anthropology* 79, 5–41.
- Poisson, P., Maureille, B., Couture, C., Tournepiche, J.-F., Miquel, J.-L., 2002. Contribution à l'étude des sillons subverticaux intéressant des facettes interproximales. Applications aux dents néandertaliennes de Rochelot (Saint-Amant-de-Bonnœuvre, Charente, France). *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* 14, 75–87.
- Prieto, J.L., 2005. Hallazgos paleopatológicos en la mandíbula SDR-7-8 del Sidrón. In: Lasheras, J.A., Montes, R. (Eds.), *Neandertales Cantábricos, estado de la cuestión. Monografías 20*, Museo de Altamira, Santander, pp. 397–403.
- Rosas, A., 1992. Ontogenia y Filogenia de la mandíbula en la evolución de los homínidos. Aplicación de un modelo de morfogénesis a las mandíbulas fósiles de Atapuerca. *Thèse de doctorat, Universidad Complutense, Madrid.*
- Rosas, A., Aguirre, E., 1999. Restos humanos Neandertales de la Cueva del Sidrón, Piloña, Asturias. *Nota preliminar. Estudios Geológicos* 55, 181–190.
- Rosas, A., Bastir, M., Martínez-Maza, C., Bermúdez de Castro, J.M., 2002. Sexual dimorphism in the Atapuerca-SH hominids. The evidence from the mandibles. *Journal of Human Evolution* 42, 451–474.
- Rosas, A., Fortea, J., de la Rasilla, M., Bastir, M., Martínez-Maza, C., 2004. Neanderthals from El Sidrón Cave (Asturias, Spain). Presentation of a new sample. *American Journal of Physical Anthropology* S123, 169.
- Rosas, A., Martínez-Maza, C., Bastir, M., García-Tabernero, A., Lalueza-Fox, C., Huguet, R., Ortiz, J.E., Juliá, R., Soler, V., De Torres, T., Martínez, E., Cañaveras, J.C., Sánchez-Moral, S., Cuezva, S., Lario, J., Santamaría, D., de la Rasilla, M., Fortea, J., 2006. Paleobiology and comparative morphology of a late Neandertal sample from El Sidrón, Asturias, Spain. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 103, 19266–19271.
- Rosas, A., Martínez-Maza, C., Bastir, M., García-Tabernero, A., Lalueza-Fox, C., Huguet, R., Estalrich, A., García Vargas, S., de la Rasilla, M., Fortea, J., 2007. Paleobiological aspects of El Sidrón (Asturias, Spain) Neandertals. *American Journal of Physical Anthropology* S44, 202.
- Rosas, A., Peña-Melián, A., García-Tabernero, A., Bastir, M., de la Rasilla, M., Fortea, J., 2008a. Endocranial occipito-temporal anatomy of SD-1219 from the Neandertal El Sidrón Site (Asturias, Spain). *Anatomical Record* 29, 502–512.
- Rosas, A., Bastir, M., García-Tabernero, A., de la Rasilla, M., Fortea, J., 2008b. Comparative morphology and morphometric assessment of the occipitals from the El Sidrón Neanderthals (Asturias, Northern Spain). *American Journal of Physical Anthropology* S46, 162.
- Rosas, A., Estalrich, A., García-Vargas, S., García-Tabernero, A., Bastir, M., Huguet, R. y Peña-Melián, A. 2011. Los fósiles neandertales de la Cueva de El Sidrón. En: De la Rasilla, M., Rosas, A., Cañaveras, J.C. y Lalueza-Fox, C. *La Cueva de El Sidrón (Borines, Piloña, Asturias). Una investigación interdisciplinar de un grupo neandertal. Excavaciones arqueológicas de Asturias. Monografías I. Gobierno del Principado de Asturias. Oviedo* 81–116 pp.
- Rosas, A., Huguet, R., Estalrich, A., García-Vargas, S., García-Tabernero, A., Bastir, M., Peña-Melián, A. 2011. Fauna de macromamíferos en la Galería del Osario. En: De la Rasilla, M., Rosas, A., Cañaveras, J.C. y Lalueza-Fox, C. *La*

- Cueva de El Sidrón (Borines, Piloña, Asturias). Una investigación interdisciplinar de un grupo neandertal.* Excavaciones arqueológicas de Asturias. Monografías I. Gobierno del Principado de Asturias. Oviedo 147–148 pp.
- Santamaría, D., Fortea, J., de la Rasilla, M., Martínez, L., Martínez, E., Cañaveras, J.C., Sánchez-Moral, S., Rosas, A., Estalrich, A., García-Tabernero, A., Lalueza-Fox, C., 2010. The technological and typological behaviour of a Neanderthal group from El Sidrón Cave (Asturias, Spain). *Oxford Journal of Archaeology* 29, 119–148.
- Schour, L., Massler, M., 1941. The development of human dentition. *Jada* 28, 153–1160.
- Skinner, M., 1997. Dental wear in immature Late Pleistocene European Hominines. *Journal of Archaeological Science* 24, 677–700.
- Smith, T., Toussaint, M., Reid, D.J., Olejniczak, A.J., Hublin, J.-J., 2007. Rapid dental development in a Middle Paleolithic Belgian Neanderthal. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 104, 20220–20225.
- Torres, T. De, Ortiz, J.E., Grün, R., Eggins, S., Valladas, H., Mercier, N., Tisnéant-Laborde, N., Julià, R., Soler, V., Martínez, E., Cañaveras, J.C., Sánchez-Moral, S., Lario, J., Badal, E., Lalueza-Fox, C., Rosas, A., Santamaría, D., de la Rasilla, M., Fortea, J. Dating of the hominid (*Homo neanderthalensis*) remains accumulation from El Sidrón Cave (Piloña, Asturias, North Spain): an example of multi-methodological approach to the dating of Upper Pleistocene sites. *Archaeometry*. 2010, doi:10.1111/j.1475-4754.2009.00491.x.
- Ubelaker, D.H., 1989. *Human Skeletal Remains: Excavation, Analysis, Interpretation*, second ed. Taraxacum, Washington.
- Ungar, P.S., Grine, F.E., Teaford, M.F., Pérez-Pérez, A., 2001. A review of interproximal wear grooves on fossil hominin teeth with new evidence from Olduvai Gorge. *Archives of Oral Biology* 46, 285–292.
- Villa, G., Giacobini, G., 1995. Subvertical grooves of interproximal facets in Neandertal posterior teeth. *American Journal of Physical Anthropology* 96, 51–62.
- Walker, M.J., Gibert, J., López, M.V., Lombardi, A.V., Pérez-Pérez, A., Zapata, J., Ortega, J., Higham, T., Pike, A., Schwenninger, J.-L., Zilhão, J., Trinkaus, E., 2008. Late Neandertals in Southeastern Iberia: Sima de las Palomas del Cabezo Gordo, Murcia, Spain. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 105, 20631–20636.

Respecto a los especímenes estudiados en esta Tesis (Tabla 1), a continuación se presenta una enumeración y breve reseña teniendo en cuenta que una descripción más completa queda recogida en cada uno de los artículos que se presentan en resultados (Rosas et al., 2008; Bastir et al., 2010; Peña-Melián et al., 2011; Rosas et al., 2013; Rosas et al., 2014; Rosas et al., 2017; García-Tabernero et al., 2018; Rosas et al., 2018):

#### **Occipitales:**

- SD-1219 (Fig. 6), la mitad izquierda completa, faltando parte de la derecha. Conserva además en conexión anatómica la porción petrosa del temporal y parte del parietal izquierdos. Buen estado de conservación, aun siendo fragmentario, con las huellas óseas de crestas, senos, surcos y giros claramente marcadas. Posiblemente de un individuo masculino (Bastir et al., 2010).
- SD-1149 (Fig. 7), sólo se conserva la escama del occipital, preservando en la cara endocraneal huellas óseas de las diferentes estructuras anatómicas en buen estado. Asociado a un individuo masculino robusto (Bastir et al., 2010).
- SD-370a (Fig. 7), la escama del lado derecho, mitad izquierda completamente ausente. Presenta un estado de preservación deficiente ya que está muy fragmentado y deformado por fenómenos tafonómicos. Aún así es reconocible la huella de crestas y senos y su trayectoria. Individuo juvenil probablemente (Bastir et al., 2010).
- SD-2300 (Fig. 8), es un gran fragmento de occipital, con la región de la escama completa, faltando la fosa cerebelosa derecha y la región del foramen magnum. Tiene además dos pequeños fragmentos de parietal izquierdo. Las impresiones y huellas en la cara endocraneal son admirablemente nítidas, tras ser descubiertas por un excepcional trabajo de restauración. Adscrito al juvenil El Sidrón J1 (Rosas et al., 2017).

#### **Temporales:**

- SD-1219 (Fig. 6), temporal izquierdo, unido al occipital y parietal como ya se ha mencionado, del que sólo se conserva la porción petrosa.
- SD-315 (Fig. 9), fragmento de temporal izquierdo, región del petroso y parte del proceso zigomático, bien conservados, faltando por completo la escama.
- SD-359 (Fig. 9), izquierdo y, al igual que el anterior, sólo se conserva la parte del petroso, sin escama. Se encuentra deformado y fragmentado por procesos tafonómicos.

#### **Frontal:**

- SD-2302, SD-2303, SD-2304, SD-2305 y SD-2307 (Fig. 10). Con un pequeño fragmento de parietal así como de huesos nasales (ver Tabla 1). Todos ellos se

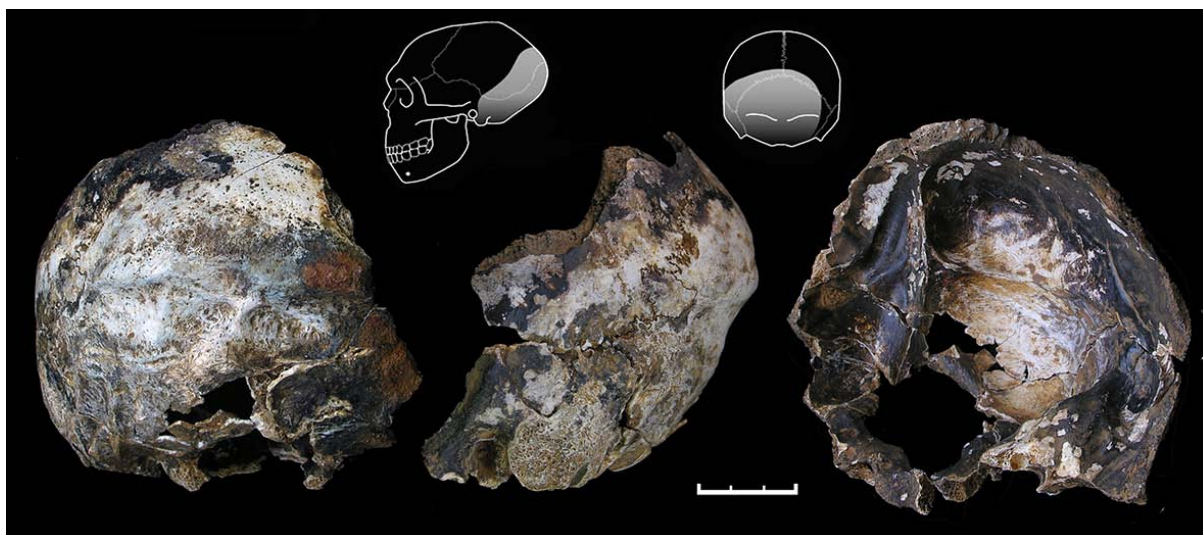
hallan pegados por haberse recuperado en semi-conexión anatómica. Del juvenil J1 (Rosas et al., 2017).

#### **Parietales:**

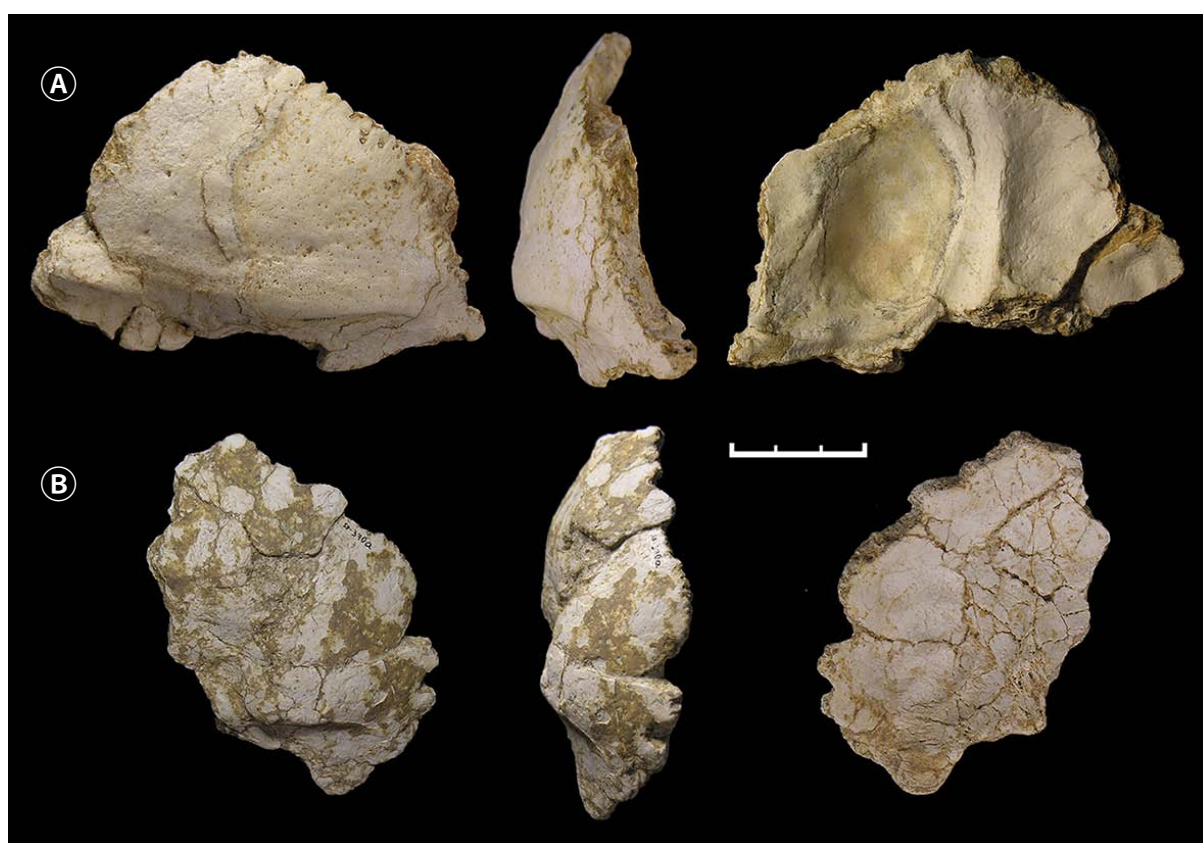
- SD-1616, SD-1722 y SD-2401 (Fig. 11), los tres forman parte de un mismo parietal derecho, incompleto aunque bien conservado, articulado con el occipital SD-2300 del individuo J1 por la sutura lambdoidea.

Sigla	Identificación	Otros huesos	Campaña
SD-1219	Occipital	Temporal, parietal	2005
SD-1149	Occipital		2004
SD-370a	Occipital		2001
SD-2300	Occipital	Parietal	2012
SD-2401	Parietal		2013
SD-1616	Parietal		2009
SD-1722	Parietal		2009
SD-315	Temporal	Parietal	2001
SD-359	Temporal		2001
SD-2302	Frontal		2012
SD-2303	Frontal		2012
SD-2304	Frontal		2012
SD-2305	Frontal		2012
SD-2307	Frontal		2012
		Nasales	

**Tabla 1.** Listado de especímenes de El Sidrón estudiados en esta Tesis Doctoral. Las agrupaciones por colores responden a aquellos que muestran conexión anatómica. La identificación principal (segunda columna) es matizada en la tercera columna, donde se amplía la información anatómica, dado que algunos registros tienen fragmentos de más de un hueso. La última columna muestra la campaña en la que se recuperaron a título informativo en relación con los ensamblajes o remontajes entre distintos fragmentos.

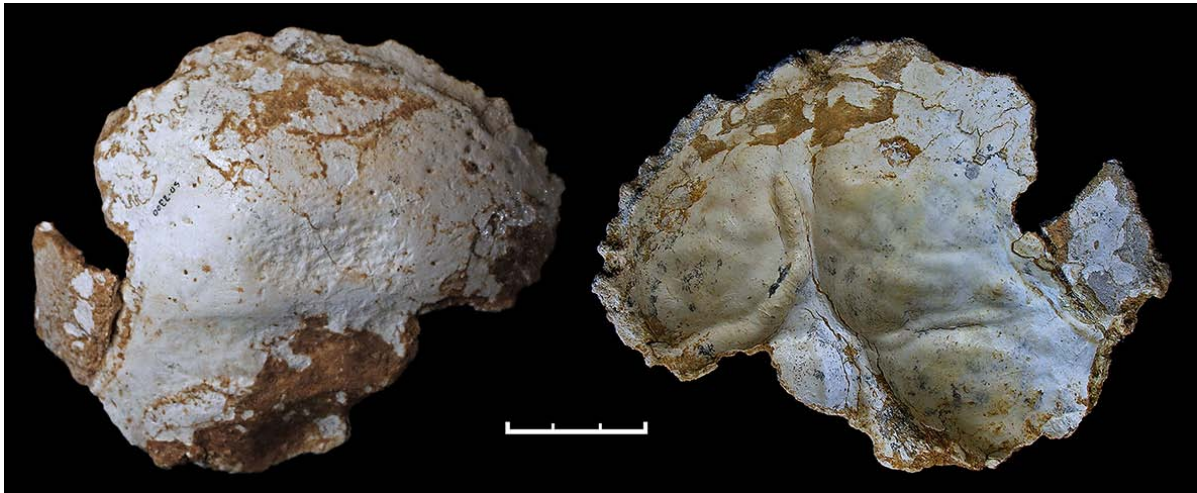


**Figura 6.** Fragmento de occipital SD-1219 de El Sidrón, con parte de temporal y parietal izquierdos. De izquierda a derecha se muestra en vistas posterior (cara exocraneal), lateral izquierda y anterior (cara endocraneal). El dibujo muestra su localización, y extensión, en el cráneo. Escala en cm.

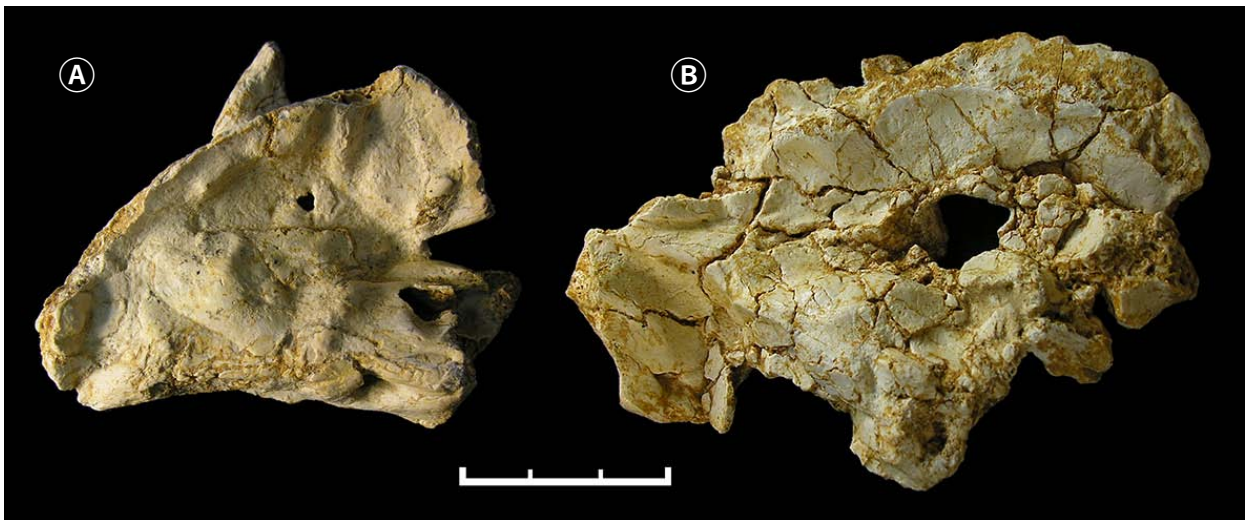


**Figura 7.** Occipitales de El Sidrón SD-1149 (A) y SD-370a (B), en vistas posterior (exocraneal), lateral derecha y anterior (endocraneal). Escala en cm.





**Figura 8.** Occipital SD-2300, asignado al individuo juvenil J1 de El Sidrón. A la izquierda vista exocraneal y a la derecha vista endocraneal. Obsérvese la nitidez de las huellas óseas dejadas por las circunvoluciones cerebrales y senos venosos. Escala en cm.



**Figura 9.** Temporales de El Sidrón SD-315 (A) y SD-359 (B) en vista superior (endocraneal). Nótese la diferencia en la conservación de los especímenes. Escala en cm.



**Figura 10.** Frontal del individuo juvenil J1 de El Sidrón SD-2302, SD-2303, SD-2304, SD-2305 y SD-2307, y su localización en el cráneo. Escala en cm.



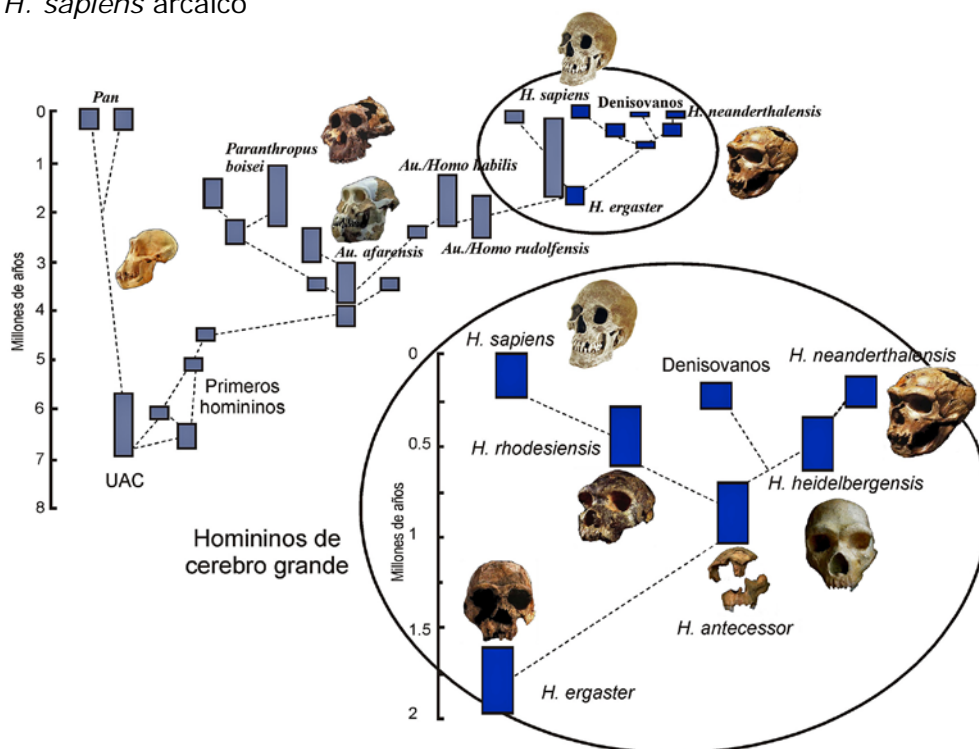
**Figura 11.** A la derecha de la imagen (B), parietal incompleto del juvenil J1 de El Sidrón formado por los registros SD-1616, SD-1722 y SD-2401, pegados. Se muestra en conexión anatómica con el occipital SD-2300, en la parte izquierda (A). Escala en cm.



### 2.1.2. Otros homínidos fósiles

Las diferentes muestras comparativas de homínidos aportan el marco filogenético y evolutivo a los estudios recogidos en este trabajo (ver Fig. 12). Son principalmente representantes del género *Homo*, obviamente con predominancia de neandertales. En algunos casos han entrado australopitecinos. Sin entrar en detalles filogenéticos, las especies consideradas han sido:

- *Australopithecus garhi*
- *Homo habilis*
- *H. rudolfensis*
- *H. ergaster*
- *H. erectus* (inc. *H. georgicus*)
- *H. rhodesiensis*
- *H. heidelbergensis*
- *H. neanderthalensis*
- *H. sapiens* arcaico



**Figura 12.** Entre otras posibles, en este trabajo se seguirá esta filogenia (Rosas, 2015). En el círculo de la derecha, se muestra ampliado los miembros de *Homo* cuyo cerebro ya ha experimentado un salto cuantitativo.

Cuando ha sido posible se han tomado los datos sobre fósiles originales, si bien en mayor medida se han usado réplicas de alta calidad de la Colección del Grupo de Paleoantropología (MNCN-CSIC) y especímenes virtuales provenientes de diferentes colecciones como la Colección de Antropología Virtual del Grupo de Paleoantropología (MNCN-CSIC) y el repositorio del consorcio NESPOS (<https://www.nespos.org>) que cuenta con numerosos especímenes de fósiles humanos, principalmente de *Homo* y especialmente neandertales.

La Colección de Antropología Virtual del Grupo de Paleoantropología se ha ido formando a lo largo de varios años a base de adquisiciones, intercambios, donaciones, escaneos propios durante viajes de estudio con escáner de superficie, etc.

En cada artículo de los presentados en resultados se dan más detalles de las muestras utilizadas.

### **2.1.3. *H. sapiens* anatómicamente moderno**

El origen de las muestras óseas (craneales) de los *Homo sapiens* anatómicamente modernos utilizados como referencia, es diverso y se han manejado diferentes colecciones, tanto reales como virtuales. Las principales provienen de la Facultad de Medicina de la UCM. Por un lado, y en mayor medida, la colección de cráneos secos conocida como Colección Oloriz. Y por otro una serie de cabezas humanas para realizar disecciones (reales y virtuales). Así mismo se ha contado con la colección osteológica del Grupo de Paleoantropología del MNCN y otras.

La Colección Oloriz pertenece al Museo de Anatomía Javier Puerta, dentro de la Facultad de Medicina de la Universidad Complutense de Madrid. Puede consultarse en la siguiente web:

[http://www.ucm.es/info/museoana/Colecciones/Craneos/index\\_english.htm](http://www.ucm.es/info/museoana/Colecciones/Craneos/index_english.htm).

Esta colección fue creada por el Doctor Federico Oloriz Aguilera (Granada, 1855-Madrid, 1912) a finales del siglo XIX y principios del XX, con cráneos de diferentes partes de España, incluyendo algunos de las antiguas colonias de ultramar. El valor de la misma está en su buen estado de conservación, habiendo un gran número de ellos con mandíbula asociada, y en que sus especímenes tienen sexo, edad conocidos y lugar de nacimiento conocidos. Está formada exclusivamente por cráneo seco y en su mayoría son individuos adultos de ambos sexos, con algún caso de subadulto.

El Grupo de Paleoantropología del MNCN escaneó 51 cráneos de esta colección con un rango de edad que va de los 18 a los 77 años, con igual número para cada sexo (25, dado que uno de los ejemplares es de sexo y edad desconocido), escogiendo siempre cráneos completos, con mandíbula, primando la presencia de superficie oclusal, (piezas dentales superiores e inferiores en contacto natural ya que esto sitúa anatómicamente la mandíbula), si bien este criterio no lo cumplen todos. Se evitaron los que presentan malformaciones evidentes, cortes, trepanaciones, roturas u otras intervenciones post mortem que afecten en gran medida a su integridad. La adquisición de datos se llevó a cabo con Tomografía Computerizada médica convencional (escáner GE Light Speed 16, de General Electric) en la Clínica Ruber (Madrid), para contar con una colección virtual de referencia de humanos anatómicamente modernos. El protocolo de exploración ajustó los

parámetros para lograr máxima calidad en los datos posible con ese tipo de escáner, siendo la anchura de corte de 0,625 mm, con igual distancia entre cortes, en modo axial y con una matriz de 512 x 512 pixels, la resolución media es de 0,47 mm/pxl, variando en función del tamaño de cada espécimen. Los datos se exportaron en formato DICOM, y el software usado para el procesamiento y análisis de los mismos en un entorno virtual, incluye numerosos programas y paquetes informáticos en función de los objetivos propuestos en cada caso, y se presenta detallado en cada artículo.

El segundo tipo de muestra de humanos actuales, enlaza con la necesidad en determinados estudios de realizar disecciones para un estudio directo de la correspondencia entre los tejidos blando y duro de la cavidad endocraneal. Para ello se han realizado 3 disecciones físicas de cabezas humanas, que provienen del Centro de Donación de Cuerpos y Salas de Disección (Universidad Complutense de Madrid), algunas de las cuales fueron previamente escaneadas por Tomografía Computerizada y Resonancia Magnética Nuclear para realizar disecciones virtuales (ver Tabla 2 en Métodos). Las disecciones se realizaron en el Departamento de Anatomía y Embriología Humana y Veterinaria (Facultad de Medicina, UCM, Madrid) bajo la dirección del Profesor de Anatomía Dr. Angel Peña Melián y provienen de donaciones de cadáveres.

Los especímenes de la colección osteológica del Grupo de Paleoantropología del MNCN que se han examinado son restos craneales fragmentarios, en ningún caso cráneos completos, y sin asignación de sexo y edad. Su origen es una reducción de tumbas en una iglesia sita en la Plaza de Ramales de Madrid, datándose entre los siglos XVII y XVIII.

De gran ayuda, aunque usadas en menos ocasiones, han sido otras colecciones virtuales como las de la base de datos de NESPOS (<https://www.nespos.org>), las de la Penn State University Open Research Scan Archive (Universidad de Pensilvania, EEUU, <https://www.penn.museum/sites/orsa/Welcome.html>), o la colección Shimada de fetos y embriones humanos (Universidad de Kagoshima, Japón). En varias ocasiones se han utilizado especímenes, tanto reales como virtuales, que no pertenecen a ninguna colección propiamente dicha, principalmente restos craneales sueltos de origen diverso, tanto actual como arqueológico.

Por otra parte han formado parte también de las muestras en diferentes estudios una serie de cerebros ya aislados, cuyo estudio y toma de datos han sido en la Facultad de Medicina (UCM, Madrid). Este material proviene del que dispone esta Facultad tanto para las prácticas de anatomía de sus alumnos como otros disponibles para investigación. Así mismo, como se verá más adelante, también se han tenido en cuenta aquellos que vienen de las disecciones realizadas para el caso particular de estudio (ver en Métodos los apartados de Disecciones reales y virtuales). Todo este material proviene

de donación de cadáveres (Centro de Donación de Cuerpos y Salas de Disección, Facultad de Medicina, UCM).

#### **2.1.4. Otros primates**

Ampliando el marco filogenético, se han tenidos en cuenta primates no humanos cuando ha sido necesario, como son especies del género *Pan*, cercopitecos, etc. Se han utilizado sobre todo ejemplares virtuales. Estos especímenes aportan el referente de un hipotético patrón encefálico primitivo y provienen de diferentes colecciones como son Penn State University Open Research Scan Archive (Universidad de Pensilvania, EEUU, <https://www.penn.museum/sites/orsa/Welcome.html>), Peabody Museum (Universidad de Harvard, EEUU, <https://www.peabody.harvard.edu/node/901>), etc.

## **2.2. MÉTODOS**

### **2.2.1. Técnicas de Antropología Virtual**

La Antropología Virtual (Weber et al., 1998; Weber, 2001) tiene su origen en las técnicas de imagen médica, y se basa en la adquisición de datos 2D de un objeto a través de diferentes técnicas, principalmente Tomografía Computerizada (TC) y Resonancia Magnética Nuclear (RMI), para su posterior reconstrucción y procesado en ordenador. Es especialmente útil a la hora de trabajar con fósiles y otros especímenes no vivos de colecciones, dado que son básicamente inocuas para el ejemplar en el proceso de escaneado, y permiten, posteriormente en un entorno virtual, multitud de operaciones sin manipular físicamente el objeto, evitando así dañarlo. Igualmente facilitan estudios y análisis vedados en el espécimen original, como son el acceso y cuantificación de estructuras anatómicas internas, el cálculo de volúmenes de cavidades y espacios inaccesibles, corrección de deformaciones, reconstrucciones, etc. Esta metodología incluye multitud de técnicas y aplicaciones informáticas (para una visión general puede consultarse Zollikofer y Ponce de Leon, 2005; Gunz et al., 2009; Weber y Bookstein, 2011), y está ya plenamente consolidada en Paleoantropología desde sus inicios a finales de los 90 (Zollikofer et al., 1995; Weber et al., 1998; Zollikofer et al., 1998; Weber, 2001), siendo especialmente útil en Paleoneurología (Bruner, 2015).

Dado que una de las fuentes de datos más importantes en Paleoneurología son los moldes endocraneales, también conocidos como *endocast*, término en inglés que se ha propagado desde la literatura especializada, las técnicas de Antropología Virtual también se han aplicado con gran éxito a esta tarea (Bruner et al., 2018). Para crearlos se ha positivado la cavidad endocraneal que es la que actúa como molde propiamente dicho, es decir rellenarla generando un positivo o réplica que reflejará las huellas dejadas por las estructuras anatómicas endocraneales, y además aportará otros datos como el volumen endocraneal. Igualmente ofrecerá información sobre la morfología encefálica y de los

diferentes lóbulos o regiones, surcos, giros, etc, siendo de utilidad para multitud de análisis morfológicos y cuantitativos. El hecho subjetivo de poder tanto ver como tocar el *cerebro* (en realidad una aproximación a su encéfalo) de un individuo fósil es también importante. Con tocarlo nos referimos a la posibilidad de imprimirlo y crear una réplica física *real* a partir de la *virtual*, es decir manipulable físicamente. No obstante hay que tener en cuenta que estos *endocast* sean en 3D o físicos, lo que en realidad nos muestran es una visión de la cavidad endocraneal, de la cual tendremos que inferir la anatomía encefálica y cerebral. En palabras de Dean Falk: *debemos recordar que, a pesar de su utilidad, la información que se puede extraer de los moldes endocraneales es (literalmente) superficial* (Falk, 1986a). Sin embargo estas reproducciones del espacio endocraneal son de extrema utilidad por la íntima conexión y la influencia mutua entre cerebro y cráneo, y una herramienta esencial en Paleoneurología ya que entre otros brindan tres tipos de datos fundamentales: volumen endocraneal, morfología (de lóbulos, áreas, giros y surcos) y circulación venosa/arterial. Mientras que estos últimos son también accesibles a través del estudio directo de la cara endocraneal de los fósiles (si bien la visualización mejora mucho con los moldes endocraneales), los primeros, volumen y morfología, son proporcionados por los *endocast*. Hoy día dando un salto cualitativo con los especímenes virtuales 3D, se abren nuevas y más amplias posibilidades de estudio.

Las reconstrucciones virtuales de cráneos y otras estructuras anatómicas, es otra de las aplicaciones de la Antropología Virtual que se han seguido en esta Tesis, como se verá en el apartado de resultados, y es uno de los campos donde más se ha avanzado y donde más demuestra su utilidad estas técnicas (Gunz et al., 2009), dado el habitual alto grado de fragmentación de los fósiles. Además es posible corregir deformaciones tafonómicas, eliminar partes (sedimento, otros huesos) que ocultan detalles anatómicos etc.

A través de estas técnicas virtuales es posible además generar una copia física del objeto con el que se ha trabajado, sea el fósil reconstruido o limpiado de sedimento, una particular estructura anatómica, etc, mediante impresoras 3D. Estas réplicas físicas tienen interés para investigación así como una vertiente divulgativa y expositiva.

Respecto al software utilizado variará en función del propósito, según se pretenda visualizar, segmentar, reconstruir, crear animaciones, trabajar en 2D o 3D, buscar estructuras anatómicas concretas, generar un objeto físico *real* a partir del *virtual*... Hay que tener en cuenta la multitud de acciones que se pueden emprender en un entorno virtual así como los diferentes tipos de archivo que pueden considerarse dependiendo del propósito final. Entre los programas más usados para la elaboración de los artículos que componen este trabajo, podemos citar (las versiones han ido cambiando por lo que no se

especifican): Amira, Mimics, VGStudio, Rapidform, Geomagic, DicomWorks, Meshlab, 3D Studio Max, Blender.

### **2.2.2. Disección anatómica: relaciones tejido blando/duro**

Necesarias para comprender de primera mano la compleja anatomía endocraneal, con múltiples estructuras implicadas que van más allá del puro tejido nervioso —meninges, venas y arterias, nervios, etc— así como la naturaleza de sus relaciones, tanto entre ellas como con los hueso craneales. Estas interrelaciones, que serán de diversa índole, tendrán su reflejo en el tejido óseo y quedarán plasmadas por medio de diferentes tipos de huellas (ver Figura 1). Son esenciales por tanto para interpretar correctamente estas huellas óseas, que son las que eventualmente encontraremos en la cara interna de un resto craneal fósil. La naturaleza de esas señales que encontramos en el endocráneo óseo responde principalmente a fuerzas de presión y tensión: presión y empuje, ejercidas por los tejidos blandos, que dejan su huella durante la ontogenia del hueso. El hueso al servir de anclaje a determinadas estructuras, sufre también fuerzas de tensión como en el caso de las meninges y las notorias crestas óseas en las que se afianzan. Venas y arterias ejercen también presión sobre el hueso y en muchas ocasiones deben atravesarlo para continuar su recorrido. El ejercicio de la disección proporciona un conocimiento directo, inmediato y nítido no sustituible por ningún tipo de documentación. A modo de ejemplo, la cualidad de las meninges y su papel protector como envoltura encefálica, principalmente de la duramadre, no puede comprenderse del todo hasta que no se notado directamente la fuerza que hay que ejercer para separarla del cráneo; así es cuando realmente se aprecian sus propiedades físicas (dureza, resistencia, etc).

En total se han llevado a cabo, hasta el momento de elaborar este documento, tres disecciones físicas y tres virtuales (Tabla 2). De las físicas, dirigidas por el Profesor Angel Peña Melián, dos de ellas se han centrado en el estudio de la región temporal y la otra en la occipital. Hablaremos en el apartado siguiente de las disecciones virtuales.

El procedimiento que se ha seguido es el habitual en este tipo de disecciones, encaminadas a extraer el encéfalo de la cavidad endocraneal y en último término a aislar el cerebro. Así en primer lugar se procede a cortar la parte superior del cráneo por encima de los senos frontales y por debajo de la prensa de Herófilo aproximadamente. Una vez separada la calota, se procede a extraer el encéfalo ejerciendo presión, dada la resistencia de la duramadre, y cortando venas o nervios que atraviesan el cráneo donde sea necesario. Extraído el encéfalo, se procede a separar la duramadre y posteriormente la piamadre, junto con las venas y arterias que discurren por los surcos cerebrales ya que enmascararían estos tanto para el moldeado como para el estudio de su trayectoria.

Identificación	Disección	Réplicas	Zona interés	Escáner
UCM Cabeza 1	Física	Temp. izdo.	Temporal	Superficie
UCM Cabeza 2	Física	Temp. izdo.	Temporal	Superficie
UCM Cabeza 3	Física y Virtual	Occipital	Occipital,cerebro	TC y RMI
UCM Cabeza 4	Virtual	—	Cerebro	TC y RMI
UCM Cabeza V1	Virtual	—	Cerebro	TC y RMI

**Tabla 2.** Relación de cabezas humanas diseccionadas (CDC y SD, UCM, Madrid) física y virtualmente. En la tercera columna se indica la región que fue replicada mediante la realización de moldes (de hueso y tejido blando). El área de interés en cada disección, según el estudio de los fósiles emprendido, se muestra en la cuarta columna. Finalmente el tipo de escaneo seguido para adquirir los datos virtuales: superficie, tomografía computerizada (TC) y resonancia magnética nuclear (RMI).

Dado que la disección es un proceso irreversible, nos planteamos maximizar esta inestimable fuente de datos y de aprendizaje al objeto de sacar el mayor partido de estudio a futuro. Por tanto se registraron los resultados y/o el proceso de tres maneras diferentes, asegurando así la continuación de valiosos análisis posteriores: con escáner de superficie, fotográficamente y con la generación de réplicas de alta calidad. Estos tres métodos, rápidos e inocuos, se pueden efectuar durante la disección, dando un valor añadido así a cada sesión. Cada una de estas técnicas asegura la permanencia del resultado de las disecciones y por su diferente naturaleza se revelan complementarias. Lo ideal sería, además, contar con tomografías y resonancias, por ser una fuente de datos más completa, como también se hizo en algún caso que se verá en el apartado siguiente de Disecciones Virtuales.

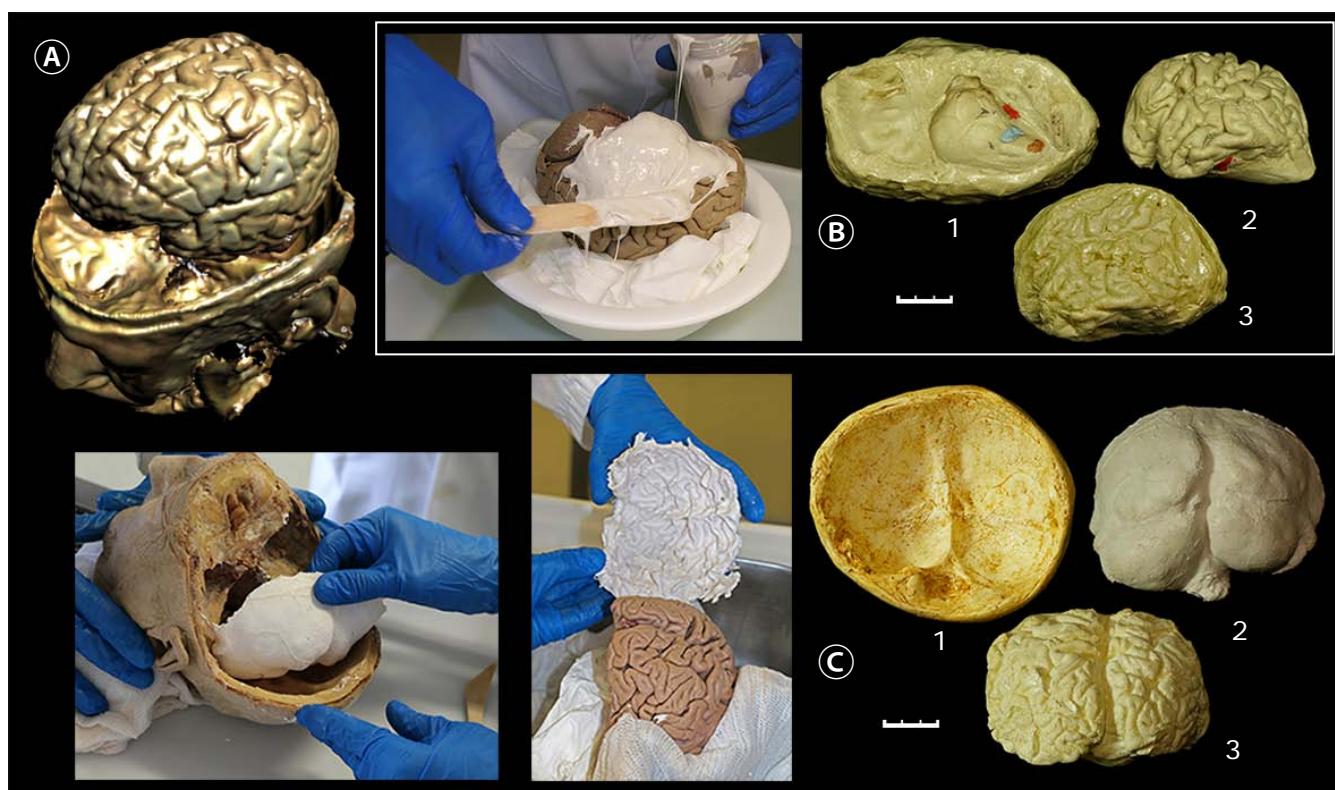
El escáner de superficie, primer sistema mencionado, se efectuó una vez separadas las cubiertas meníngeas. Ahí se escanearon con escáner óptico de superficie (Artec MHT) tanto la cabeza completa (sin encéfalo) como el cerebro; esto se realizó en los dos primeros casos (ver Tabla 2). Se obtiene así un registro virtual con el que poder trabajar posteriormente (Fig. 13). Estos archivos virtuales sin embargo no servirán para continuar diseccionando virtualmente al recogerse sólo la superficie del objeto.

En todos los casos además se ha documentado fotográficamente el proceso al completo, con fotografías de detalle de las zonas de estudio o elementos de la anatomía particularmente relevantes (como el seno petroescamoso en UCM Cabeza 1).

Finalmente se realizaron una serie de réplicas de alta calidad de las regiones de interés para establecer la correspondencia de las huellas óseas con las circunvoluciones cerebrales (Fig. 13). Se crean así una serie de objetos físicos donde quedará registrado permanentemente el resultado de la disección. Estas reproducciones se han realizado creando primero un molde con siliconas de alta calidad (vinyl polisiloxano, Exaflex® y silicona RTV 3481 con agente de curado 81F, Ferroca®), realizando el positivo con resina

de poliuretano (Feropur A+B, Feroca®). Estos materiales aseguran una alta resolución en las réplicas; se han realizado en dos de las fases de la disección:

- En la superficie ósea endocraneal (fosas occipitales o temporales), una vez extraído el encéfalo, es decir directamente sobre hueso (Fig. 13).
- Sobre el lóbulo correspondiente, bien sobre la corteza cerebral una vez eliminada la piamadre y limpiado en lo posible de las arterias y venas, bien en algún caso previamente con duramadre y después con piamadre (Fig. 13).



**Figura 13.** Procedimientos de registro de la información seguidos en las disecciones: A) escáner de superficie de la cabeza una vez diseccionada. B) Lóbulo temporal: a la izquierda aplicando silicona para crear el molde sobre la corteza cerebral; a la derecha el resultado una vez positivado: 1- fosa temporal, 2- lóbulo temporal, en ambos las marcas de colores indican la localización y correspondencia de determinadas circunvoluciones en el relieve del hueso (huellas óseas), y 3- el mismo lóbulo pero con piamadre, que conlleva una menor resolución de surcos y giros. La parte inferior de la imagen corresponde a C) lóbulo occipital: a la izquierda desprendiendo los moldes de la fosa y lóbulos occipitales, donde se aprecia el detalle con el que se recogen surcos y giros; a la derecha el resultado de positivar los moldes: 1- fosas occipitales, 2- superficie endocraneal (*endocast*) de estas fosas, 3- lóbulos occipitales. Escala en cm.

Con la disección finalizada, es tiempo de estudio *in situ* de la anatomía endocraneal ósea y encefálica. El aspecto de la correspondencia entre las circunvoluciones de la corteza cerebral y sus posibles huellas óseas en las fosas craneales temporal y occipital, cobra especial relevancia. Se acomete también la búsqueda de potenciales puntos estables que puedan servir de landmarks. De gran utilidad ha sido también la comparación y discusión entre cerebros de diferentes cabezas diseccionadas: identificación de analogías en el patrón de giros y surcos.



### 2.2.3. Disección virtual: relaciones tejido blando/duro

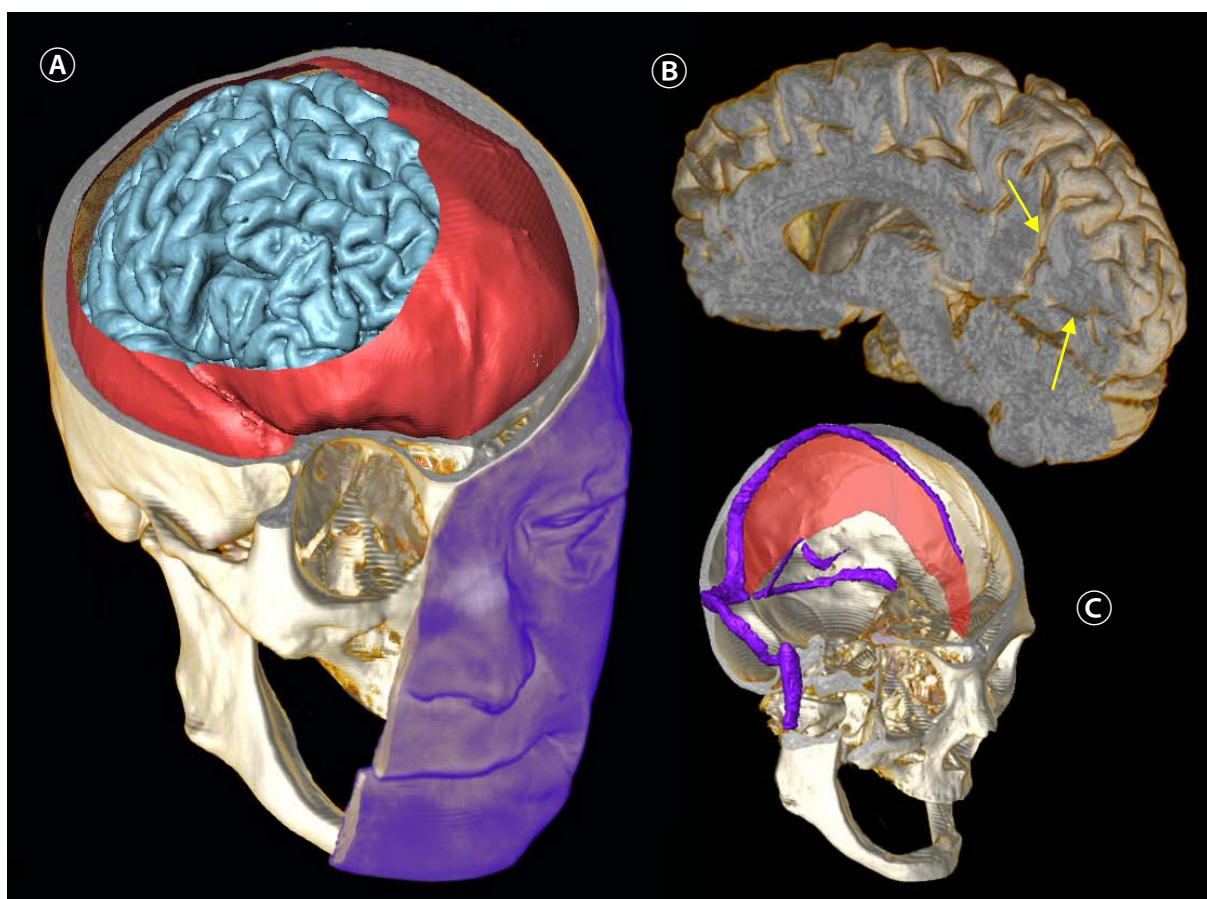
Para los artículos que componen esta Tesis Doctoral se han realizado tres disecciones virtuales (Tabla 2). En un caso además se ha contado también con la oportunidad excepcional de realizar disección virtual y real de la misma cabeza, para lo cual fue previamente tomografiada (TC, para adquirir datos del hueso) y resonadas (RMI, para datos de los tejidos blandos). Dados los buenos resultados de estas técnicas combinadas, no se descarta llevarlo a cabo siempre que sea posible en más casos. Se abre así la posibilidad de trabajar en un entorno virtual con el cráneo y encéfalo del mismo individuo, lo cual complementa y apoya la disección física y las réplicas obtenidas como resultado de la misma.

La TC, basada en los rayos X, es necesaria en la digitalización para adquirir los datos del hueso (tejido duro), mientras que la RMI es óptima para los tejidos blandos. Al ser dos fuentes de datos diferentes, realizados en máquinas distintas también, el primer paso será *registrar* los dos conjuntos de datos, es decir establecer la correspondencia anatómica entre los mismos, lo que se efectúa en los cortes 2D, basándose en alguna estructura anatómica singular que sirva de guía. En este caso es claro que será el cerebro, dada la analogía de su forma con la del endocráneo, que hace que encaje perfectamente.

El siguiente paso será acometer la disección virtual propiamente dicha, aislando como un objeto 3D independiente cada elemento o región anatómica de interés, en un proceso conocido como *segmentación*. El objetivo principal en los casos que componen este trabajo, ha sido separar el cerebro en conjunto del resto del tejido blando, para ceñirse luego al estudio de la región de interés.

En ocasiones otras estructuras anatómicas se han considerado también relevantes, como los senos de la duramadre (Fig. 14). El proceso de segmentación es por lo común largo, dado que debe realizarse mayormente *manualmente*, trabajando corte a corte en las imágenes 2D y requieren pericia en el manejo de las herramientas de cada programa, así como conocimiento anatómico. Existen algunos métodos semiautomáticos que pueden ayudar en ocasiones, pero deben ser supervisados dado que la diferencia entre la composición los tejidos blandos es sutil y no es lo suficientemente acentuada como para poder separarlos en bloque de forma automática, que es la base sobre la que trabajan estos métodos.

Respecto al software, en función de cada parte del proceso se han utilizado diferentes aplicaciones informáticas, listadas previamente en 2.2.1. Técnicas de Antropología Virtual.



**Figura 14.** Diferentes aspectos de la disección virtual de la misma cabeza humana, basada en datos de TC y RMI. A) Distintas fases del proceso, al igual que en una disección real: se aprecia parte de la cara, el cráneo, el molde endocraneal en rojo (o *endocast*) que correspondería al encéfalo envuelto en la duramadre, y finalmente el cerebro. Cada uno de estos elementos ha sido separado y forma un objeto 3D independiente. B) su cerebro en corte sagital (mitad derecha) donde destacan, entre otros, los surcos parieto-occipital y calcarino (flechas). C) principales senos venosos duros y parte de la hoz del cerebro.

#### 2.2.4. Morfometría geométrica

La Morfometría Geométrica se basa en la utilización de puntos osteométricos (conocidos como *landmarks*), en una muestra de especímenes, para cuantificar la forma biológica (Bookstein, 1991; O'Higgins, 2000, entre otros). Estos landmarks, que son realmente los portadores de hipótesis, deben ser homólogos y correspondientes entre los diferentes individuos. Mediante la llamada superposición Procrustes, que consiste en translación, rotación y escalado (Rohlf y Slice, 1990) de las configuraciones de landmarks de la muestra, se dividen las morfologías en dos componentes distintos: el "tamaño" y la "forma", conservándose la geometría (configuración espacial de landmarks) de las estructuras, pudiéndose visualizar los resultados en 2D o 3D (Klingenberg, 1998; Zelditch et al., 2004). Permite por tanto discriminar en los resultados las variables de tamaño (*size*) y forma (*shape*) que son los dos componentes de la morfología o forma general de un objeto dado (*form*), y pueden ser analizados de manera independiente, dejando patente el grado de influencia de cada uno en las comparaciones morfológicas.

En cuanto a los landmarks o puntos homólogos, se han diferenciado de tres tipos, conocidos como tipo I, II y III (Bookstein, 1991), en función del grado de afinidad a estructuras anatómicas discretas o su definición en base a la posición de otros landmarks, y los llamados *semilandmarks*, o aquellos puntos situados a lo largo de una curva (Bookstein, 1997). Sin embargo hoy en día, con el considerable avance que esta metodología ha experimentado en los últimos años, el término landmark se ha redefinido como cualquier punto reconocible sin lugar a dudas y que sea homologable tanto geométrica como biológicamente, y semilandmark para esos otros puntos cuya homología resulta más difícil (Gunz y Mitteroecker, 2013).

En el diseño de las plantillas de landmarks de los trabajos aquí incluidos, se han elegido en primer lugar aquellos puntos craneométricos, que tienen una fuerte base anatómica, tales como lambda, inion, asterion, etc (de estos, los que son pares confieren una mayor fortaleza a la configuración de landmarks), si bien también se han incluido otros puntos complementarios para tener una buena cobertura de la superficie a estudiar. Esto es posible en los casos donde la superficie exocraneal ha entrado en juego, ya que la mayoría de estos puntos y medidas craneométricos clásicos están definidos para el exterior del cráneo. Sin embargo no son susceptibles de usarse en las comparaciones morfológicas endocraneales. Además el análisis de las huellas óseas dejadas por surcos y giros plantea dificultades adicionales dado por una parte el grado de variabilidad de las circunvoluciones, que en algunos casos como en el lóbulo occipital es alto, así como la contingencia de dejar huella y la calidad de la misma, que influye en su identificación y homologación entre los distintos especímenes. En los casos de estudio de la fosa temporal y occipital, para dar más estabilidad a la configuración de landmarks, se han procurado contar con el máximo de estructuras estables y reconocibles, como son elementos vasculares así como sus crestas asociadas, procurando a la vez emplear el mayor número posible de puntos relacionados con el cortex cerebral para poder recoger una información más puramente paleoneurológica. Siendo conscientes de la dificultad que esto entraña, se han elegido en lo posible crestas o fosas razonablemente constantes asociadas a surcos y giros respectivamente. Para ello se han realizado previamente estudios piloto para validar la correspondencia entre los mismos, asociando los landmarks tomados en la superficie ósea, dado que es lo que ofrece el material fósil, con los surcos y giros cerebrales. Esto se ha realizado con el material proveniente de las disecciones, *in situ* durante el proceso, y posteriormente con las réplicas de la fosa craneal y su lóbulo (una aproximación puede verse en la Fig. 13, B), complementado además con los cráneos y cerebros diseccionados virtualmente (ver ejemplos en Rosas et al., 2014; García-Tabernero et al., 2018).

Respecto a la digitalización, en la toma de landmarks en la superficie endocraneal se ha trabajado en 3D sobre archivos virtuales, mientras que en aquellos de superficie

exocraneal se han utilizado tanto especímenes virtuales como fósiles originales y réplicas de calidad científica, tomando en estas ocasiones, los puntos con el digitalizador conocido como *microscribe* (MicroScribe 3DX y G2).

Un punto importante es la estimación del error intra-observador a la hora de tomar los puntos, el método habitual en Morfometría Geométrica se basa en las distancias Procrustes. Así, para que el error de medición sea aceptable, la mayor de las distancias entre las repeticiones que corresponden al mismo ejemplar, tiene que ser menor que la menor de las distancias entre el resto de la muestra. Habitualmente esto se lleva a cabo repitiendo la toma de landmarks en el mismo espécimen en varias ocasiones —cinco puede considerarse un buen número— y digitalizando posteriormente otros cinco ejemplares y comparando el valor de las distancias Procrustes, o bien comparando directamente con las distancias entre el resto de la muestra como ya se ha dicho. De esta manera se puede considerar validada la reproductibilidad en la toma de landmarks.

La batería de software de Morfometría Geométrica usada incluye: Morphologika 2.5 (O'Higgins, 2000), MorphoJ (Klingenberg, 2011) y EVAN Toolkit (EVAN-Society, 2010).

#### **2.2.5. Tratamiento estadístico de los datos**

En numerosos casos el tratamiento y análisis estadístico de los datos ha consistido en estimar las relaciones entre variables mediante rectas de regresión, aprovechando el valor predictivo de esta técnica en algunos estudios.

Otra metodología ampliamente utilizada ha sido el Análisis de Componentes Principales (PCA, acrónimo en inglés, que por estar muy extendido es el que utilizaremos). Es una técnica multivariante utilizada para reducir la dimensionalidad de un conjunto de datos con la que se pretende representar una nube de puntos multidimensional en dos o tres dimensiones. Las variables originales serán transformadas en otras que son combinaciones lineales de las anteriores, construyéndose según el orden de importancia en cuanto a la variabilidad total de la muestra que recogen. Estas serán las Componentes Principales, que presentan por tanto desigualdad en cuanto a la cantidad de información que son capaces de explicar. Así unas serán muy informativas y otras no tanto. Basándose en este diferencial, se elegirán las que se consideren principales, es decir las que mayor porcentaje explicativo aporten, y serán estas las que se representarán, por pares, en un gráfico donde la varianza de mayor tamaño del conjunto de datos es capturada en el primer eje (Principal Component 1, PC1), la segunda varianza más grande en el segundo eje (PC2), y así sucesivamente. Hay que tener en cuenta que un PCA implica una pequeña pérdida de información en comparación con la representación de todas las variables, pero es plenamente asumible

dados los beneficios de representación y explicación que presenta cuando nos enfrentamos a conjuntos de datos multidimensionales.

Además la combinación de esta técnica estadística con la Morfometría Geométrica, ha sido realmente fructífera ya que realizando PCAs de las distancias Procrustes de la configuración de landmarks, tenemos una representación de la variación morfológica (tamaño y forma) clara y explicativa. Igualmente combinando los PCAs con la técnica de *thin plate spline*, es posible visualizar las variaciones de la forma (configuración de landmarks) según la posición que ocupan en el plano que delimitan las Componentes Principales, es decir se realiza un análisis de deformaciones relativas; esto se conoce como *relative warps* en Morfometría Geométrica.

El software estadístico utilizado ha sido principalmente: NTSys PC2.2 (Rohlf, 1997) y Statistica 6.0.

## CAPÍTULO 3. RESULTADOS

### 3.1. CONTEXTO Y PALEOANTROPOLOGÍA DE EL SIDRÓN

Como contextualización paleoantropológica dentro del mundo neandertal de parte de los restos craneales de El Sidrón (occipitales), se presenta el siguiente artículo donde además se muestra una reconstrucción virtual del espécimen SD-1219.

Bastir M, Rosas A, **García-Tabernero A**, et al. (2010) Comparative morphology and morphometric assessment of the Neandertal occipital remains from the El Sidrón site (Asturias, Spain: years 2000-2008). *Journal of Human Evolution* 58, 68-78.

DOI: 10.1016/j.jhevol.2009.08.006



## Comparative morphology and morphometric assessment of the Neandertal occipital remains from the El Sidrón site (Asturias, Spain: years 2000–2008)

Markus Bastir<sup>a,\*</sup>, Antonio Rosas<sup>a</sup>, Antonio García Tabernero<sup>a</sup>, Angel Peña-Melián<sup>b</sup>, Almudena Estalrrich<sup>a</sup>, Marco de la Rasilla<sup>c</sup>, Javier Fortea<sup>c</sup>

<sup>a</sup> PaleoAnthropology Group, Department of Paleobiology, Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC), C/José Gutiérrez Abascal 2, 28006 Madrid, Spain

<sup>b</sup> Departamento de Anatomía y Embriología Humana I, Facultad de Medicina, Universidad Complutense, Madrid, Spain

<sup>c</sup> Departamento de Historia, Universidad de Oviedo, Calle Teniente Alonso Martínez s/n, Oviedo, Spain

### ARTICLE INFO

#### Article history:

Received 10 December 2008

Accepted 19 August 2009

#### Keywords:

Fossils

Intraspecific variation

Middle Pleistocene human evolution

Geometric morphometrics

Virtual anthropology

### ABSTRACT

This paper analyses the occipital remains recovered from the El Sidrón (Asturias, Spain) Neandertal site between the years of 2000–2008. The sample is represented by three specimens, SD-1219, SD-1149, and SD-370a. Descriptive morphology, linear measurements, 3D geometric morphometrics, and virtual anthropological methods were employed to address the morphological, morphometric, and phylogenetic affinities of these fossils. The fossils display Neandertal autapomorphies (e.g., bilaterally protruding transverse occipital torus, suprainiac fossa). SD-1219 also preserves a strongly projecting juxtamastoid eminence and shows occipital bunning. In linear distances, the El Sidrón occipitals are similar to each other and close to the Neandertal mean. The centroid size of SD-1219 is slightly larger than the Neandertal average. All of the evidence taken together points to the hypothesis that SD-1219 belongs to a smaller Neandertal male. Linear measurements and the vault thickness of SD-1149 also suggest a robust male individual. The gracility of SD-370a points towards an immature individual. Virtual anthropological methods were used to reconstruct a 3D model of the SD-1219 occipital for geometric morphometrics, which reveals that SD-1219 shows relatively broad and low occipital plane proportions. Within the European Pleistocene lineage sample, this fossil falls geometrically closer to primitive rather than to derived morphologies because of its increased width, and a lower, anterior position of inion relative to the biasterionic axis. These results may imply that cranial sphericity could be an important feature of intraspecific Neandertal variability. Our findings open the way for further studies of intraspecific variation in Neandertal populations, in which the El Sidrón sample may play a significant role.

© 2009 Elsevier Ltd. All rights reserved.

### Introduction

A collection of approximately 1600 human fossils has been systematically recovered at the El Sidrón cave site (Asturias, Spain) since 2000, representing the most significant Neandertal sample in the Iberian Peninsula (Rosas and Aguirre, 1999; Fortea et al., 2003; Rosas et al., 2006). The site is located in a small transversal gallery (Galería del Osario) belonging to the El Sidrón karst system (located at the Piloña municipality), and the archaeological material is from a restricted surface not larger than 10 m<sup>2</sup> (Fortea et al., 2003). The human remains have been directly dated to 49 ka by <sup>14</sup>C and other methods (Rosas et al., 2006; Torres et al., in press).

The bone assemblage is almost exclusively comprised of human remains belonging to a minimum number of eight individuals (Rosas

et al., 2006). All skeletal parts are represented in the sample, including very small bones such as the hyoid and pedal distal phalanges. Among the cranial remains, the most outstanding fossils comprise two frontals, two petrous temporals, and three occipital bones (SD-1219, SD-1149, SD-370a; Figs. 1 and 2), as well as three mandibles (Rosas et al., 2006, 2007). At present, very few macro-faunal remains have been found.

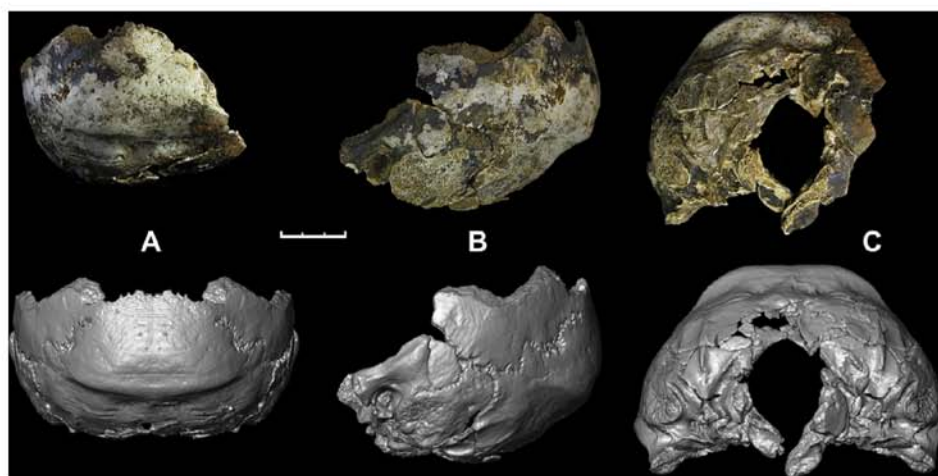
We analyze the El Sidrón occipitals and their place in the European Middle Pleistocene fossil hominin record by means of morphological and morphometric assessment. A detailed analysis of their internal aspect and venous drainage system has been presented elsewhere (Rosas et al., 2008).

### Neandertal features on the occipital bone

The occipital bones show several features associated with Neandertals, some of which have been reported as autapomorphies. One autapomorphic trait is a bilaterally protruding transverse

\* Corresponding author.

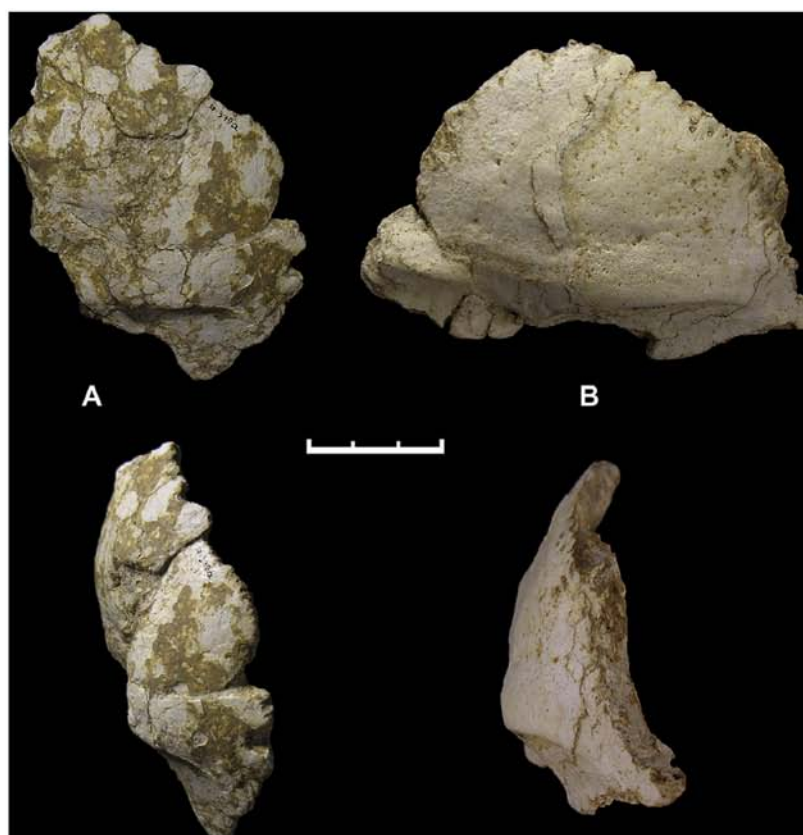
E-mail address: [mbastir@mncn.csic.es](mailto:mbastir@mncn.csic.es) (M. Bastir).



**Figure 1.** SD-1219. Original fossil (upper part) and virtual reconstruction (lower part). A) posterior, B) left lateral, and C) inferior view of the fossil. Scale bar is 3 cm.

occipital torus with a depression in the midsagittal plane. The upper lip (supreme nuchal line) of the torus delimits the occipital plane superiorly and is very smooth, while the lower lip (superior nuchal line) is more clearly marked and indicates the inferior limit of the occipital plane (e.g., semispinalis muscle fossae) (Hublin, 1978,1984,1998; Arsuaga et al., 1997; Dean et al., 1998).

A second, more disputed Neandertal feature is the suprainiac fossa. While the Neandertal suprainiac fossa is variable in size and shape (Hublin, 1984; Caspari, 2005), it is best defined by a specifically elliptic to oval shaped depression within the transverse occipital torus above inion with a variably porous surface (Hublin, 1978,1984; Arsuaga et al., 1997; Harvati, 2001; Caspari,



**Figure 2.** Original fossils in posterior (upper part) and lateral views (lower part). A) SD-370a, B) SD-1149. Scale bar is 3 cm.



2005, 2006). This definition is used in the present paper. Hublin (1984) suggested that a suprainiac porous area is sometimes also present in recent humans, but, morphologically, it is never as well-defined and extended as it is in Neandertals (Hublin, 1984; Caspari, 2005).

A juxtamastoid eminence occurs at the nuchal plane, medial to the relatively small mastoid processes, which projects inferiorly and beyond the mastoid process apices (Hublin, 1984, 1998; Arsuaga et al., 1997; Dean et al., 1998). This trait is “very typical” of Neandertals (Hublin, 1984:49), although not explicitly autapomorphic.

Another disputed feature on the occipital plane is a convexity (“chignon” or “occipital bunning”) that strongly projects posteriorly in the midline and shows some medio-lateral extension (Hublin, 1978; Trinkaus and LeMay, 1982; Smith and Trinkaus, 1991; Arsuaga et al., 1997; Churchill and Smith, 2000; Sládek, 2000; Gunz and Harvati, 2007). Following Trinkaus and LeMay, the ‘chignon’ is a “posterior projection of the occipital squama, which is evenly rounded in *norma lateralis* and slightly compressed in a craniocaudal direction. The superior border of the occipital bun is along the lambdoid suture, and its inferior margin is in the region of the attachment of the *tentorium cerebelli*” (1982:27).

It has recently been shown that the morphology of the chignon in the midline is not unique to Neandertals (Gunz and Harvati, 2007). Nevertheless, these authors revealed that a relatively high position of a (more or less convex) occipital plane relative to the rest of the cranium typifies Neandertals. In this feature Neandertals differ from Upper Palaeolithic modern humans, which show a “hemi-bun” (Churchill and Smith, 2000) that is similar in midline curvature but in a different position relative to the rest of the skull (Gunz and Harvati, 2007).

## Material and methods

The descriptive part of this paper concentrates on an overall morphological and anatomical description of the occipital fossils SD-1219, SD-1149, and SD-370a. We also assess phylogenetically meaningful features (e.g., Neandertal traits) of the external aspects of these specimens. Comparative data were obtained from high quality casts, CT-scans, and STL-models (Nespos, [www.nespos.org](http://www.nespos.org)), as well as from the literature (Hublin, 1984; Condemi, 2001; Caspari and Radvocic, 2006). For aims of comparability with other literature, traditional morphometrics were carried out using classical linear measurements (lambda-inion chord, biasterionic breadth, vault thickness, and suprainiac fossa diameters). Linear measurements were taken on the original fossils and casts by calipers measured to the nearest 0.5 mm and calculated from 3D landmarks on the 3D reconstructions and the digitised data. Further measurements were taken on CT slices with image software (Amira 4.1). Thickness at inion was measured orthogonally to a tangent on inion in a midsagittal CT-slice. Thickness at the superior occipital fossae was measured at the centre of the fossae in sagittal and axial slices. Suprainiac fossa breadth was measured at the edges of the fossa at its maximum diameter, and height was measured at the edges of the fossa in the midsagittal plane.

A total of two geometric morphometric shape analyses were conducted. Right and left asterion, inion, and lambda landmarks were used in the first shape analysis on a large comparative sample (Table 1, “full analysis”). In the second step of our shape analysis (Table 1, “semilandmarks analysis”), eight equally-spaced semilandmarks were digitised for an assessment of the midsagittal curvature between inion and lambda. These additional data were taken on specimens attributed to the European Neandertal lineage in order to address local evolution in Europe as well as intra-specific Neandertal variation. Curve data were not available for the larger sample and thus not included in the full analysis (Table 1).

**Table 1**

Comparative sample used in this analysis. CT-data: computed tomography data; STL: virtual surface data; FA: full analysis; SL: semilandmarks analysis.

Fossil	Species	Data	Analysis
KNM ER-3733	<i>H. ergaster</i>	CT-data	FA
KNM ER-3883	<i>H. ergaster</i>	CT-data	FA
KNM WT-15000	<i>H. ergaster</i>	CT-data	FA
D2280	<i>H. ergaster</i>	Cast	FA
D2282	<i>H. ergaster</i>	Cast	FA
D2700	<i>H. ergaster</i>	Cast	FA
Ngawi	<i>H. erectus</i>	Cast	FA
Sambungmacan 1 (SM1)	<i>H. erectus</i>	Cast	FA
Sambungmacan 3 (SM3)	<i>H. erectus</i>	Cast	FA
Solo 6	<i>H. erectus</i>	Cast	FA
Solo 9	<i>H. erectus</i>	Cast	FA
Sangiran 17 (San17)	<i>H. erectus</i>	Cast	FA
Sangiran 2 (San2)	<i>H. erectus</i>	Cast	FA
Sangiran 4 (San4)	<i>H. erectus</i>	Cast	FA
Zhoukoudian	<i>H. erectus</i>	Cast <sup>a</sup>	FA
Ceprano	<i>H. antecessor</i>	Cast	FA
Cranium 5; Atapuerca Sima de los Huesos (Cr5)	<i>H. heidelbergensis</i>	Cast	FA, SL
Petralona	<i>H. heidelbergensis</i>	Cast	FA, SL
Reilingen	<i>H. heidelbergensis</i>	CT-data	FA, SL
Swanscombe (Swans)	<i>H. heidelbergensis</i>	CT-data	FA, SL
Steinheim	<i>H. heidelbergensis</i>	CT-data	FA, SL
La Chaise Bourgeois-Delaunay 6 (ChaiseBD6)	<i>H. neanderthalensis</i>	STL	FA, SL
La Chaise Suard 9 (ChaiseS9)	<i>H. neanderthalensis</i>	Cast	FA
Biache-St.-Vaast (Biache)	<i>H. neanderthalensis</i>	Cast	FA
Salzgitter-Lebenstedt (Salzgitter)	<i>H. neanderthalensis</i>	STL	FA, SL
Guattari 1	<i>H. neanderthalensis</i>	CT-data	FA, SL
Gibraltar 1 (Gib1)	<i>H. neanderthalensis</i>	CT-data	FA, SL
Spy 1	<i>H. neanderthalensis</i>	CT-data	FA, SL
Spy 2	<i>H. neanderthalensis</i>	CT-data	FA, SL
Amud 1	<i>H. neanderthalensis</i>	CT-data	FA, SL
Tabun C1 (Tabun)	<i>H. neanderthalensis</i>	CT-data	FA, SL
La Chapelle-aux-Saints 1 (Chapelle)	<i>H. neanderthalensis</i>	CT-data	FA, SL
La Ferrassie 1 (Fer)	<i>H. neanderthalensis</i>	CT-data	FA, SL
SD-1219	<i>H. neanderthalensis</i>	Original	FA, SL
Saccopastore 1	<i>H. neanderthalensis</i>	Cast	FA, SL
L'Abri Pataud	<i>H. sapiens</i>	Cast	FA
Chancelade	<i>H. sapiens</i>	Cast	FA
Cro-magnon 1	<i>H. sapiens</i>	Cast	FA
Mladeč 1	<i>H. sapiens</i>	CT-data	FA
Jebel Irhoud 1 (Irhoud)	<i>H. sapiens</i>	Cast	FA
Ngaloba (LH18)	<i>H. sapiens</i>	Cast	FA

<sup>a</sup> “Weidenreich/Swan” skull reconstruction (Tattersall and Sawyer, 1996).

Landmark data from fossils and casts were collected using MicroScribe 3DX and G2 digitisers, with landmark 3.0 software (<http://graphics.cs.ucdavis.edu>) used to measure 3D landmarks on the 3D computer reconstructions (Wiley et al., 2005). Curve landmark data collected with the MicroScribe were resampled using resample-software (<http://research.amnh.org/nycep/nmg>) in order to produce data sets with the same number of equally-spaced semilandmarks. The semilandmarks were then slid along their tangents so as to minimize bending energy between the consensus and each of the specimens (Gunz and Harvati, 2007).

## Geometric morphometrics and statistical analyses

Standard Procrustes methods were used for shape analysis (Rohlf and Slice, 1990; Bookstein, 1991; O'Higgins, 2000). During generalized Procrustes analysis, the landmark configurations are translated to common origin, scaled to unit centroid size, and then rotated iteratively according to a best-fit criterion that minimizes overall Procrustes distance. Centroid size is used as a size measurement (i.e., the square root of the sum of squared distances of all landmarks to the centroid of the object). The metrics of shape are Procrustes distances (d), defined as the square root of the

summed squared distances between Procrustes registered landmark configurations (Bookstein, 1991).

Shape and size data were obtained and analysed by Principal Components Analysis and regression analysis using Morphologika 2.5 software (O'Higgins, 2000). Cluster analyses (minimum spanning tree) of Procrustes distance matrices were carried out by NTSys PC2.2 (Rohlf, 1997) and Statistica 6.0 for PC (StatSoft, 1999).

## Results

### Morphological description of SD-1219

The SD-1219 fossil comprises most of the posterior part of a cranial vault and base, with the left side being better preserved than the right (Fig. 1). The left half of the occipital bone is virtually complete, although the nuchal plane area is partially reconstructed from small fragments. The occipital squama is broken close to lambda, which is not preserved. However, the position of lambda can be estimated by extrapolation of the lambdoid suture to the midline. Adjacent to the occipital is a left petrous temporal, which is complete except for the petrosal apex medial to the internal acoustic porous, and a small portion of the left parietal. The left mastoid portion is relatively complete but eroded. A portion of the right half of the occipital bone is missing, and it has a diagonal fracture that runs obliquely from close to lambda, passing laterally to the right lateral bulge of the transverse occipital torus, towards the nuchal plane. A thin layer of sedimentary matrix covers the surface along the fracture on the right half of the fossil.

The right part of the basi-occiput is preserved and the left part could be anatomically fitted during the restoration process. This reconstruction permits localisation of opisthion, and an assessment of a relatively large foramen magnum. The anterior part of the occipital base, and thus basion, could not be reconstructed.

All the sutures (left parieto-mastoid and occipito-mastoid suture) are clearly discernible and unfused. The lambdoid suture is also open, suggesting that this individual was a young adult. A Wormian bone occurs in the lambdoid suture approximately 20 mm medially from asterion. The external surface of the bone is smooth but shows some porosity at the occipital plane. The nuchal plane is relatively smooth and shows no porosity.

The occipital plane displays a marked convexity, which results in a marked occipital bunning, inferiorly demarcated by a well-defined transverse occipital torus. In spite of missing parts, a certain lambdoid flattening can be appreciated in the specimen. This morphological combination clearly reflects the anatomy of the "chignon" often found in classic Neandertals.

A characteristic suprainiac fossa is identified in SD-1219, centred on the occipital plane just superior to the occipital torus. The suprainiac fossa is oval in form with a distinctive porous surface. It is relatively broad (Table 2), largely shifted towards the left, and follows the overall asymmetric pattern of this individual (Rosas et al., 2008). The suprainiac fossa is delineated superiorly by the upper lip of the transverse occipital torus; the supreme nuchal line, according to Hublin (1978).

The transverse occipital torus in SD-1219 is conspicuously defined topologically as a marked step between the occipital plane and the nuchal plane. Inferiorly, the torus becomes accentuated by the depth of the semispinal muscle fossae. The transverse occipital torus occupies the central part of the occipital squama, extending laterally from the midline about 50 mm. The lateral end of the torus disappears rapidly without continuity into the most lateral area of the occipital squama, and can be located in a parasagittal plane roughly coincident with the cranial end of the Waldeyer's crest. In rear view, the torus presents a wide central area of triangular shape that is thicker vertically, which becomes thinner when approaching the lateral parts of the occipital bone. The occipital torus is relatively thick, and a superior and an inferior lip can be identified. The superior lip is less clearly marked than the lower lip of the torus, which is better defined in the central area where it establishes the lower side of the suprainiac fossa. The superior nuchal line is clearly marked as the inferior lip of the torus (Feneis, 1982) and becomes smoother towards the midline, where it curves bilaterally caudally, giving origin to a smooth external occipital crest. This configuration produces a triangular surface (mentioned above) on which the linear tubercle can be identified.

In superior view, the occipital transverse torus is straight but smoothly depressed in the midline area, creating a bilaterally protruding torus; a configuration typical of Neandertals (Hublin, 1978, 1998). The lateral portion of the torus, which is better appreciated in the preserved left side of SD-1219, forms a distinctive bulging in continuity with the proximate portion of an inflated

**Table 2**  
Neandertals, linear measurements (mm). (1) Caspari and Radović, 2006; (2) Condemi, 2001; (3) Hublin, 1984.

Fossil	Bi-asterionic breadth M12	Lambda-inion M31(1)	Lambda-asterion M30(3)	Inion-asterion	Inion thickness	Superior occipital fossae		Suprainiac fossa locus	
						Left	Right	Breadth	Height
SD-1149		59			12	5	6	42	12
SD-1219	120.6	59.4	90.4	68.7	13	4	6	40	12
Krapina 5		61.6 <sup>(1)</sup>	86.3 <sup>(1)</sup>	71.8 <sup>(1)</sup>	12 <sup>(1)</sup>			34 <sup>(1)</sup>	17 <sup>(1)</sup>
La Chapelle-aux-Saints 1	126.1	60.6	93.3	71.6	9	7 <sup>(3)</sup>	8 <sup>(3)</sup>	39	10
La Ferrassie 1	121.6	59.5	89.6	68.6	10	5 <sup>(3)</sup>	6 <sup>(3)</sup>	32	16
Guattari 1	120.7	63.1	94.3	67.7	11	7	6	48	10
Feldhofer (Neandertal 1)		59.0 <sup>(2)</sup>			13	6	6	40	11
La Chaise Suard 9	111.0 <sup>(3)</sup>	55.0 <sup>(3)</sup>							
La Chaise Bourgeois-Delaunay 6	112.3	61.2	76.9	57.1	10	6 <sup>(2)</sup>	5 <sup>(2)</sup>	51	20
Saccopastore 1	109.7	57.5	92.5	67.3					
La Quina H5	112.0 <sup>(3)</sup>	60.0 <sup>(3)</sup>							
Spy 1	113.3	58.9	90.7	66.8	13	6	6	32	14
Spy 2	122.6	60.0	89.7	70.7	11	4	4	47	19
Salzgitter-Lebenstedt	117.5	60.5	79.9	71.3		6 <sup>(3)</sup>	6.5 <sup>(3)</sup>	44	9
Gibraltar 1	98.0	57.4	86.2	67.7	10	5	6	25	15
Tabun C1	107.0	56.5	79.6	63.5	6	5	5	37	16
Mean	114.3	59.3	87.2	67.6	10.5	5.7	5.9	39.0	14.3

occipital plane, clearly expressing an occipital bunning. The lateral area of the left semispinal muscle region shows an infratotal sulcus. The most projecting point of the occipital torus coincides with the deepest point of the occipital fossa at the internal side.

The nuchal plane is characterised by muscle insertions with two morphologically well-differentiated regions. The inferior nuchal line is, however, poorly defined. The upper portion of the nuchal plane is mostly dominated by the attachment for the semispinalis capitis muscle, while the less-preserved lower part presents a more complicated relief.

The semispinalis capitis muscle leaves two deep, asymmetric fossae that are separated in the midline by a wide and smooth external occipital crest. Furthermore, the external occipital crest deviates from the midsagittal plane slightly towards the left in a caudal direction.

The insertion area of the semispinalis muscle shows an asymmetric disposition, and, inside the larger area of attachment, two smaller bilateral fossae are clearly distinguished. The right fossa is larger and elongated (~24.5 mm long), and runs roughly parallel to the occipital torus. The left fossa is smaller (~21 mm) and runs more obliquely with respect to the torus. More caudally, the semispinalis muscle area appears as an inflated prominence that extends over the area corresponding to the inferior nuchal line.

The region of the nuchal plane occupied by the deep neck musculature presents a complicated relief. The midline region is mostly missing and the right side is incomplete. Nonetheless, the following features can be securely assessed. On the right side, a shallow but wide depression can be appreciated, topologically corresponding to the muscle markings of the posterior minor rectus capitis muscle. Such a depression cannot be observed on the left side.

At the left lower part of the nuchal plane, there is a well-marked Waldeyer's crest, which is oriented in a para-sagittal plane, suggesting strong development of the oblique capitis superior muscle. This crest has been suggested to be more strongly developed in Neandertal males than females (Smith, 1980), although such marks are generally smoother in Neandertals than in modern humans (Caspari and Radović, 2006). The occipital lip of the juxtamastoid crest extends cranially, running parallel to the Waldeyer's crest, producing between them a wide sulcus (13.5 mm) topologically corresponding to the attachment area of the superior oblique muscle.

The condylar sulcus is deep and long, running obliquely from the medial to the rear part of the condyle. This sulcus is very well-delineated superiorly and laterally by a conspicuous crest, which runs parallel to this sulcus.

The basilar part is heavily fragmented, but some isolated features can be assessed. The foramen magnum is incomplete, although an elongated shape approximately 45 mm long and 36 mm wide may be clearly appreciated. While the left condyle is eroded and mostly missing, the right condyle is nearly complete. The preserved condyle is large (approx. 22.5 mm × 18 mm). Its surface is flat, with an irregular perimeter, wider at its distal end, and without a neat elevation. The jugular foramen is large. A wide and lengthened hypoglossal canal runs obliquely in an angle close to 45° relative to the sagittal axis of the foramen magnum.

The clivus is only represented by a small portion and preserves marks for the insertions of the prevertebral musculature. Specifically, a prominent, laterally orientated tubercle marks the attachment of the rectus capitis anterior muscle.

#### *Preservation and morphological description of SD-1149*

The SD-1149 occipital fragment consists of a major part of the occipital plane, and includes a small superior portion of the nuchal plane (Fig. 2). In general terms, the exo- and endocranial surface

morphologies of the fossil are well-preserved. Superiorly, the bone is broken close to lambda, the position of which can be roughly estimated following the trajectory of the right lambdoid suture. This suture shows a characteristic lobulated morphology. The left part of the occipital plane is partially missing. An oblique fracture runs from close to lambda until approximately 40 mm lateral to the midline at the caudal limit of the bone. The lower left part of the occipital plane is also crushed diagenetically.

The symmetry of the bone is defined by the internal occipital protuberance and internal sagittal crest. The curvature of the occipital plane is low, being almost flat in the portion closer to the occipital torus. There is no development of a chignon.

The external bone surface shows a certain degree of porosity. The occipital insertions of the m. epicranii fibres can be well-recognized as little vertical grooves located cranially to the smooth bony lip of the transverse occipital torus (i.e., supreme nuchal line [Hublin, 1978]). The linear tubercle is only slightly marked and no strong external occipital protuberance is observed. The morphology of the transverse occipital torus shows a marked bilateral protrusion and it is clearly depressed in the midline, where the torus almost disappears.

Superior to the transverse occipital torus, a long and shallow sulcus can be identified that is approximately 42 mm broad and 12 mm high (Table 2, Fig. 2). Despite its anatomical position, this sulcus does not look like a typical suprainiac fossa *sensu stricto* such as observed in SD-1219 or other Neandertals. This is because the surface texture of the suprainiac fossa does not differ from the surface texture of the surrounding bone. In addition, the shape does not demarcate a typically oval or elliptical outline.

Though incomplete, a wide semispinalis muscle fossa can be appreciated on the right side. It is superiorly well-defined by the sharp lower edge of the occipital torus.

#### *Preservation and morphological description of SD-370a*

The SD-370a occipital is a fragmented right half of an occipital squama (Fig. 2). The bone is deformed and its surface shows several cracks due to post mortem taphonomy. However, despite these surface alterations the fossil preserves some important details of morphology.

On the external surface, parts of the right lambdoid suture are preserved from in proximity to lambda until approximately 24 mm superior to the right extreme of the transverse occipital torus. The right half of the transverse occipital torus is entirely preserved and displays a clear posterior projection, which is most pronounced 15 mm off the midline. This projection corresponds to the right bulge of an originally bilaterally protruding torus. Towards the midline the torus profile disappears. The linear tubercle is not preserved because of a fracture. The lateral end of the torus terminates in the form of a thin but clearly discernible line that is curved latero-inferiorly.

In the midline, there is a relatively deep and slightly vertically elongated depression, most probably formed by taphonomic compression. This circular depression does not correspond to a suprainiac fossa. Inferior to the transverse occipital torus, a small part of the nuchal plane is preserved corresponding to the portion of the semispinalis capitis muscle attachment.

In lateral view, the bone is relatively flat. This is better assessed in a parasagittal region than in the midline, where the bone is deformed and cracked, producing – artificially – an impression of stronger convexity. When compared to other Neandertal occipitals, the fossil is long superior to inferior (estimated lambda-inion chord is 65 mm), but narrow and thin, possibly indicating a young individual.

### Virtual reconstruction of SD-1219

For the digitisation of the SD-1219 landmarks, several possibilities for missing data reconstruction were explored, including statistical, geometric, and anatomical methods (Gunz et al., 2004). Among the anatomical methods, bilateral symmetry is of primary importance. “Reflected relabelling” (Mardia et al., 2000) makes use of Procrustes geometry in order to reflect paired landmarks without the necessity of defining a symmetry or mirroring plane. However, in the case of SD-1219, reflected relabelling could not be carried out because corresponding bilateral landmarks are not preserved. Only left asterion is present. Additionally, no consistently reproducible midline could be defined and used for mirroring of asterion in order to compensate for the lack of bilateral landmarks. This is because of morphological asymmetry: at the exocranial part, an asymmetric position of the suprainiac fossa was observed. On the endocranial side, a pronounced occipital petalia and an associated torsion cause a deviation and lateral shift of the falx cerebri attachment from the midline (Rosas et al., 2008). Altogether, these factors precluded a reliable and rigorously reproducible estimate of the curvature landmarks at the midsagittal plane.

Thus, the specimen was reconstructed virtually by mirroring the 3D model of the fossil and merging it with its reflected counterpart, maintaining the nuchal plane of the original fossil (Fig. 1). For the mirroring process, bilateral geometrical symmetry was considered, with the aim of preserving a homogeneous curvature at the exocranial occipital surface in axial view. Repeated reconstructions of SD-1219 gave very similar medio-lateral dimensions (<1%). Validation of this reconstruction method was also carried out by a simulation study. We virtually removed the right posterior half of the braincase from a 3D reconstruction of the La Ferrassie 1 Neandertal created from CT-scans to obtain a fragment anatomically similar to SD-1219. Repeated reconstructions of this “virtual fragment” gave, on average, a deviation of approximately 5.6% less than the original bi-asterionic diameter.

This anatomical reconstruction method provided a morphologically smooth external occiput and a reliable position of right asterion (Fig. 2). After that, only the position of lambda needed to be estimated, which was straightforward following the natural anatomical curvature of the lambdoid suture and assuming

a continuous trajectory, as is the case in most Neandertals (except La Chaise Bourgeois-Delaunay 6) (Condemi, 2001). The SD-370a and SD-1149 occipitals have presently been excluded for shape analysis.

### Linear distances

In many features the El Sidrón occipitals show values close to the average measurements of the comparative Neandertal sample (Table 2 and Fig. 3). Cranial thickness of the El Sidrón occipitals matches those of other Neandertals, but the El Sidrón specimens are slightly above the overall Neandertal mean. However, thickness at inion is particularly high in SD-1219, a feature resembling Spy 1 and the Feldhofer specimen. The heights of the upper scale (lambda-inion chord) of SD-1149 and SD-1219 fall close to the Neandertal mean (Table 2, Fig. 3). The breadth of the suprainiac fossa in these occipitals tends to be slightly above the mean.

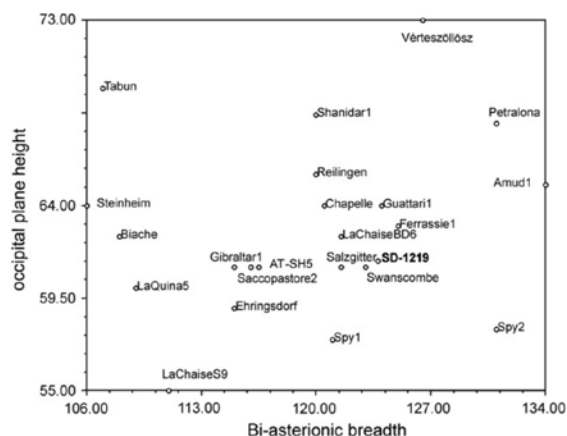
### Geometric morphometric shape analysis

The principal components analysis in Fig. 4 is based on 3D coordinates of four landmarks (right and left asterion, lambda, and inion), which reflect the major spatial proportions of the occipital plane, and capture overall variation in the bone. PC1 and PC2 account for 82% of the total variance. Morphologically, PC1 reflects a gradient separating primitive and derived states in the genus *Homo*, with relatively broader and lower occipitals on the negative scores (*H. erectus*, *H. ergaster*) and narrower and higher occipitals on the positive scores (modern humans, Neandertals, and Middle Pleistocene humans). Towards the positive end of PC1, the scores of PC2 polarize Neandertals on the positive loadings and modern humans on the negative loadings. Morphologically, these distributions reflect variation in the relative height and position of the occipital scale and the relative vertical distance of inion to the bi-asterionic axis. In Neandertals, the entire occipital plane is elevated and shifted posteriorly with respect to the bi-asterionic axis. In contrast, inion is lowered in modern humans towards the same vertical level as the bi-asterionic axis and shifted anteriorly.

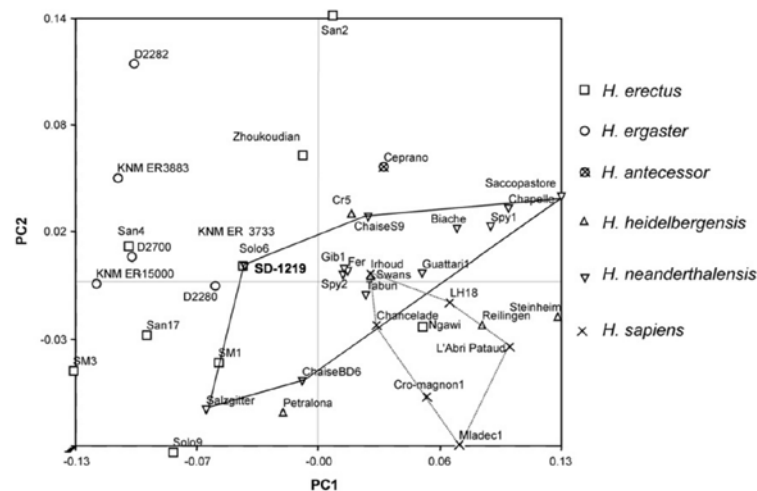
In the PC1-PC2 subspace of Fig. 4, SD-1219 plots slightly off the centre, in the shape vicinity of Solo 6 and Dmanisi 2280 on the left, and Gibraltar 1, Spy 2, and La Ferrassie 1 on the right. The polygon in Fig. 4, which includes all the Neandertals, shows that, within Neandertals, SD-1219 is closer to La Chaise Bourgeois-Delaunay 6 and to Salzgitte-Lebenstedt. This limit of Neandertal variation is also closer to the primitive morphological pattern of *Homo* (*H. ergaster*, *H. erectus*, and Petralona [*H. heidelbergensis*]). Consequently, these Neandertals show broader and lower occipitals than those on the other end of the distribution. Regression analysis indicates that PC1 shows a very slight, but statistically significant allometric component ( $b = 0.0037$ ,  $p = 0.015$ ). This suggests that allometry is likely of little relevance in occipital plane evolution.

### A semilandmarks analysis of occipital plane morphology in the European Middle Pleistocene

The second shape analysis was performed using semilandmarks that were slid along the midline occipital plane, and fossils exclusively attributed to the European Neandertal lineage (e.g., *H. heidelbergensis sensu* Rosas and Bermúdez de Castro [1998], and *H. neanderthalensis*) (Fig. 5). The associated morphological patterns indicate that occipital morphologies that are relatively low and broad fall on the positive end of PC1, whereas higher and narrower occipitals are observed on the opposite end. A Minimum Spanning Tree (MST) based on the full shape space rather than on some restricted projections is plotted in Fig. 5. The closest neighbour of SD-1219 in the MST is Cranium 5, which also links to Petralona, La Chaise



**Figure 3.** Scatterplot of bi-asterionic breadth (mm) and occipital plane height (lambda-inion chord) (mm) in European Middle Pleistocene fossils. SD-1219 is in the vicinity of Salzgitte-Lebenstedt (“Salzgitter”), Swanscombe, and La Chaise Bourgeois-Delaunay 6. It plots on the right side, which indicates that SD-1219 (in bold) tends to be broader with a slightly decreased lambda-inion chord. (Data from Table 2, otherwise from Condemi [2001].)



**Figure 4.** Scatterplot of PC1 and PC2 scores for the large comparative sample. These scores are calculated using four 3D landmarks (right and left asterion, lambda, inion). SD-1219 (in bold) plots slightly off the centre and closer to the primitive morphological patterns. The large solid polygon encloses Neandertal variation, in which SD-1219 plots on one extreme together with Salzitter-Lebenstedt and La Chaise Bourgeois-Delaunay 6. The small dotted polygon encloses fossil *H. sapiens* variation in this projection. Abbreviations as in Table 1.

Bourgeois-Delaunay 6, and Tabun C1, linking with Gibraltar 1 and Spy 2. This grouping is similar to the first PCA in the full hominin sample, which is based on fewer landmarks, where SD-1219 was closer to Spy 2, Swanscombe, La Ferrassie 1, Tabun C1, and Gibraltar 1.

Because our results revealed both male and female Neandertals in the shape vicinity of SD-1219, a geometric morphometric shape analysis of 120 modern human occipitals was conducted for comparative purposes. This analysis showed no statistical evidence for sexual dimorphism in shape in the modern human population (permutations of mean shape comparisons,  $N = 1000$ ,  $p > 0.05$ ), while centroid size was highly significantly different ( $p < 0.001$ ), suggesting that size is an important sex-specific feature. Centroid size (CS) for SD-1219 (CS = 122.1) is above the Neandertal mean (CS = 120.8).

Finally, a cluster analysis was performed on the Procrustes distance matrix (Fig. 6). The associated UPGMA-tree suggests three different clusters: 1) one fraction including Petralona and Salzitter-Lebenstedt; 2) a larger intermediate fraction, which contains SD-1219 clustering with La Chaise Bourgeois-Delaunay 6, Cranium 5, Tabun C1, Gibraltar 1, La Ferrassie 1, Spy 2, Swanscombe, and Amud 1; and 3) a smaller fraction including Spy 1, Guattari 1, La Chapelle-aux-Saints 1, and Saccopastore 2.

## Discussion

The aim of this study was a morphological assessment of the occipital bones of the El Sidrón hominins (Rosas et al., 2006) and an evaluation of their evolutionary position. Our investigation was guided by the following research questions: 1) What is the phylogenetic status of the El Sidrón occipitals? and 2) How does El Sidrón occipital morphology contribute to understanding intraspecific variation in Neandertals?

### The phylogenetic status of the El Sidrón occipitals

The descriptive morphological analysis has shown that all of the El Sidrón fossils, SD-1219, SD-1149, as well as SD-370a, display autapomorphic Neandertal features. Apparently, SD-370a shows a morphology that resembles a bilaterally transverse occipital torus, which is also clearly recognisable in SD-1149. However, in SD-1149,

a flat morphology of the occipital plane indicates a lack of occipital bunning. The SD-1219 occipital presents the listed Neandertal autapomorphies as well as other traits that are very typical of Neandertals (e.g., chignon, juxtamastoid eminence). The fact that SD-1149 and SD-1219 differ with respect to occipital bunning supports the argument of Trinkaus and LeMay who suggested that “as with most of the features of the cranium, there is a morphological continuum between complete absence and full development of a bun [...]. It is therefore not possible to decide dichotomously for all crania whether an occipital bun is present” (1982:28).

A similar statement could be made regarding the diagnosis of the suprainiac fossa, which shows a typically oval Neandertal morphology in SD-1219 but apparently not in SD-1149. While there is a depression above inion in SD-1149, which can be measured approximately (Table 2), it is sulcus-like and very different in morphology compared with other, typical Neandertal suprainiac fossae (Hublin, 1984; Caspari, 2005). Also, the lack of differences in surface porosity between the suprainiac sulcus and its surrounding area in SD-1149 suggests a certain distinctiveness of SD-1149. Future study should investigate this problem in more detail.

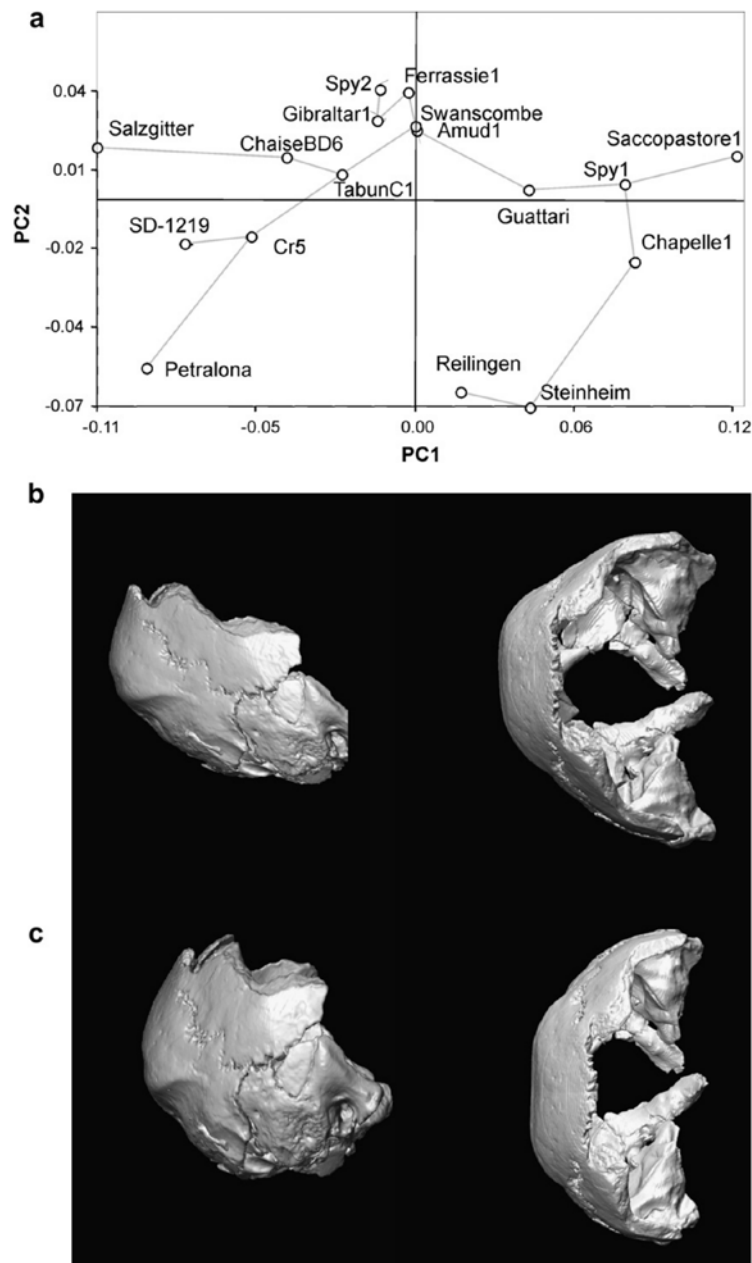
The results in Fig. 4 illustrate quite clear morphological trends separating early *Homo*, the Neandertal lineage, and fossil *H. sapiens*. This is interesting because other studies did not distinguish unambiguously between Neandertals and modern humans (Spitery, 1985; Harvati, 2001) and these differences in findings might be related to methodological issues. For example, Spitery (1985) used traditional measurements, which, unfortunately, do not consider spatial aspects of morphology such as the relative elevation of the occipital plane relative to left and right asterion captured by 3D geometric morphometrics. However, Harvati (2001), who also conducted a 3D geometric morphometric study, could not identify these configurational features. This is likely related to the fact that Harvati (2001) used a broader comparative sample. Particularly, the inclusion of chimpanzees in her study likely shifted the weight of the distributions along the principal components. A later study including only humans combining midline and lateral cranial landmarks gave clearer separations (Gunz and Harvati, 2007), which are similar to the present findings.

Finally, the number and distribution of landmarks could be important. Spitery (1985) stated that the occipital squama is

particularly informative about evolutionary trends in *Homo*, whereas she suggested that the nuchal plane mainly reflects bipedal locomotion. Thus, landmarks at the nuchal plane might add some “noise” and contribute to a less clear separation of human species in occipital studies. This could be another reason why our study, using four landmarks on the evolutionary “more informative” part of the occipital (Spitery, 1985), finds clearer separation between Neandertals and modern humans. In this respect, it is similar to a recent

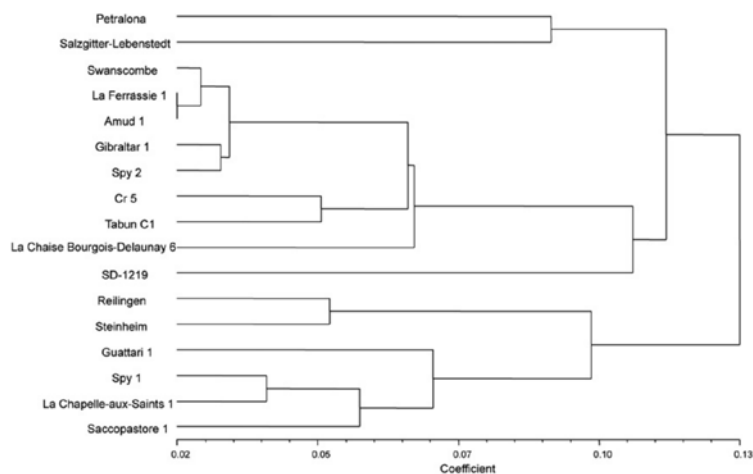
study on basicranial evolution in which clear signals were found using six landmarks in an evolutionary “very informative” region (Bastir et al., 2008).

Another interesting finding of this study is shown in Fig. 4, which orders the specimens – to some degree – from a more primitive morphology (relatively lower and wider occipital planes) on the negative PC1 scores to a more derived morphology on the positive PC1 scores (relatively higher and narrower occipital planes). This



**Figure 5.** Semilandmarks analysis of Neandertal lineage only. a) Scatterplot of PC1 and PC2 and Minimum Spanning Tree (MST). The thin grey line of the MST indicates the closest neighbours in terms of Procrustes distance, calculated in full shape space to each specimen. SD-1219 connects with Cranium 5, which links with Petralona and Tabun C1. PC1 describes intraspecific morphological variation in Neandertals. This variation is shown in the lower part of the figure (b and c) as a surface model of the SD-1219 specimen warped onto the positive and negative extremes of PC1. b) Positive loadings; c) negative loadings. Note the narrower and more elongated posterior braincases with strong posterior projection (b) corresponding to positive PC1 scores versus relatively broader, shorter braincases with less posterior projection corresponding to negative PC1 scores.





**Figure 6.** UPGMA tree based on Procrustes distance ( $d$ ) of slid semilandmark data. One cluster includes Petralona and Salzitter-Lebenstedt; a larger intermediate one includes SD-1219 clustering with La Chaise Bourgeois-Delaunay 6, Cranium 5, Tabun C1, Gibraltar 1, La Ferrassie 1, Spy 2, Swanscombe, and Amud 1; and a third cluster includes Spy 1, Guattari 1, La Chapelle-aux-Saints 1, and Saccopastore 2.

factor could be evolutionary in nature, i.e., interspecific, and might refer to overall cranial size. Hominins with smaller neurocrania (e.g., *H. ergaster*, *H. erectus*) tend to plot on the left side of PC1, while larger brained hominins tend to plot on the right side (e.g., Neandertals, *H. sapiens*) (Ruff et al., 1997; Rightmire, 2004). Also, the subtle allometric signal could be interpreted in this direction but should be taken with caution.

However, the results of the PCA in Fig. 4 suggest that intraspecific variation is also important to consider in similar geometric terms. In this respect, it seems interesting to mention that SD-1219 is closer to one end of the Neandertal distribution, with relatively lower and broader proportions (Figs. 4 and 5). Thus, the evolutionary trend of ordination overlaps to some degree with an intraspecific trend of ordination particularly within the Neandertal lineage.

This overlapping distribution in Fig. 4 might be compatible with a recent study addressing the usefulness of the different cranial bones for reconstructing population history (von Cramon-Taubadel, 2009). Von Cramon-Taubadel found that the occipital deviated most from neutral genetic evolutionary expectations (von Cramon-Taubadel, 2009). Figure 4 could be interpreted in this direction. However, von Cramon-Taubadel's suggestion to exclude occipital morphology from phylogenetically oriented studies should be taken with some caution until more research including morphological features other than landmarks, such as surface details and non-metric morphological features on the occipital (Hublin, 1978, 1984; Santa Luca, 1978; Arsuaga et al., 1997; Dean et al., 1998), is carried out in more detail (von Cramon-Taubadel, 2009).

#### Neandertal intraspecific variability

An evolutionary interpretation of the ordination on PC1 alone is not sufficient (Fig. 4), and additional intraspecific factors, driven by other aspects than cranial size, should be taken into account. One such factor is expressed by broader/lower versus narrower/higher braincases. This can be interpreted by combining the findings of Figs. 4 and 5, which both show that SD-1219 is relatively broader, shorter, and with less occipital plane elevation similar to Salzitter-Lebenstedt (Hublin, 1984) and La Chaise Bourgeois-Delaunay 6 (Condemi, 2001), and different from other Neandertals, such as Guattari 1, or La Chapelle-aux-Saints 1.

This proximity to some potentially older Neandertals (Condemi, 2001) is also interesting given the relatively recent age of the El Sidrón fossils at 49 ka (Torres et al., in press). Neandertals that are roughly contemporary with El Sidrón plot at the other extreme (La Chapelle-aux-Saints 1, Guattari 1) (Figs. 4 and 5).

In a recent study, Rosas and colleagues interpreted intraspecific variation in Neandertals in terms of geographic variability (Rosas et al., 2006). In particular, their 3D geometric morphometric analysis showed that Neandertal mandibles from the north tended to be slightly – although statistically significantly – more elongated, and lower and narrower, while Neandertal mandibles from the south were antero-posteriorly shorter, and relatively higher and broader (Rosas et al., 2006). However, our occipital data offer no clear geographic signal (Fig. 5). This result may be related to the fact that, for developmental reasons, facial structures co-vary with basicranial ones in those anatomical regions where they are attached, that is, via the maxillary and mandibular connections to the external cranial base (Enlow, 1990; Bastir et al., 2004; Bastir and Rosas, 2006; Bastir et al., 2007; Bastir, 2008). The occipital is located posterior to the mandibular attachment. This part of the braincase needs not necessarily follow facial patterns and attendant facial variation related to geographic distribution (Enlow, 1990). Instead, the morphometric interpretation of the El Sidrón occipitals fits with the observations of Gunz and Harvati (2007), who reported similar integration patterns in Neandertals and modern humans that are morphologically expressed in terms of cranial sphericity. These authors related occipital shape variation with brain and braincase shape rather than to brain size, an interpretation that likely applies to our observations. Future study should address these important questions in more detail.

Sexual dimorphism presents another important aspect of intraspecific variation (Freyer and Wolpoff, 1985; Rosas and Bastir, 2002; Rosas et al., 2002). Unfortunately, little is known about sexual dimorphism in Neandertal crania, but principles similar to modern humans can be assumed: size and robusticity have been suggested (Smith, 1980), but these aspects have mainly been related to facial features. Smith (1980) suggested that facial size and browridge robusticity would be increased in Neandertal males compared with females. In mandibles of Neandertal ancestors, similar factors have been used for sex assignment (Rosas et al., 2002). On the occipital bone, two aspects have been mentioned: the robusticity of the insertion of muscle marks at the nuchal plane (Smith, 1980) and the

overall size and thickness of the occipital bone (Caspari and Radović, 2006). Trinkaus and LeMay (1982) did not exclude the possibility of sexual dimorphism in occipital morphology (e.g., bunning) in Neandertals. Our analysis of comparative data in modern humans did not reveal evidence for sexual dimorphism in occipital convexity.

In a similar sense, but from a metric perspective of size, the “mean method” (Rehg and Leigh, 1999; Rosas et al., 2002) suggests that measurements from individuals above the mean tend to be from males, while those below tend to be from females. Applying this approach to measures of cranial thickness suggests that both SD-1149 and SD-1219 are males (Table 2). Both fossils are thicker than Gibraltar 1 or Tabun C1, both of which are commonly accepted as female Neandertals. Furthermore, SD-1149 and SD-1219 are also thicker than a recently defined Neandertal male from Krapina, K5 (Caspari and Radović, 2006), and both exceed the mean of our comparative sample (Table 2). In addition, SD-1219 shows well-defined muscle insertion marks at the nuchal plane, a feature suggested by Smith (1980) to be sexually dimorphic, even though it has been recognised that these muscle markings are usually less pronounced in Neandertals than in modern humans (Caspari and Radović, 2006). Finally, in terms of centroid size, SD-1219 ( $CS = 122.1$ ) slightly exceeds the Neandertal mean ( $CS = 120.8$ ). Altogether, the evidence suggests a male Neandertal of intermediate size. If true, then each of the occipitals would correspond either to masculine individuals 1 and 2 as assessed from the mandibles (Rosas et al., 2006) or to another masculine individual.

It has been suggested that degree of pocking (porosity) is related to remodelling activity associated inversely to bone thickness, and has also been used as relative age indicator (Caspari, 2006). This suggests that the smooth surface of SD-1149 relates to an older individual, while the porous surface of SD-1219 represents a younger one. However, the El Sidrón occipitals are equally thick and thus deviate from the trend suggested by Caspari (2006).

## Conclusions

This study has shown that the occipital morphology of the El Sidrón hominins displays typical differential diagnostic features of Neandertals. Descriptive morphology and linear measurements suggest that SD-1149 and SD-1219 are males, a diagnosis which obviously shares the well-known difficulties of sex assignment in fragmentary fossil hominin material. The surface features related to porosity could imply that SD-1149 and SD-1219 are adults not too advanced in age, and the apparent gracility in SD-370a suggests an immature individual. In addition, the geometric morphometric evidence suggests that SD-1219 is a male with a relatively broad and anteroposteriorly short braincase morphology, which would also fit the morphological patterns of either mandible 1 or 2 (Rosas et al., 2006). Future analysis will shed further light on these fossils, which belong to the most important Neandertal collection in the Iberian Peninsula.

## Acknowledgements

We thank the entire El Sidrón excavation team, as well as Samuel García-Vargas and Andrea Sánchez-Meseguer (Paleoanthropology Group MNCN). Profs. Henri and Marie Antoinette de Lumley provided access to their cast collection. We thank R. Macchiarelli, L. Bondioli, R. Ziegler, P. Semal, P. Mennecier, A. Froment, M. Teschler-Nicola, C. Stringer, and R. Kruszynski for access to CT-scans in their care. Thanks to Andrea Cardini for discussion of methodological aspects and the Department of Bioengineering of the Ruber Hospital Madrid for the production of 3D prints. Philipp Gunz assisted with semilandmark data preparation. Katerina Harvati and two anonymous reviewers provided very constructive comments to improve

this manuscript. This work has been supported by the Principado de Asturias, Convenio Universidad de Oviedo-CSIC: 060501040023; Ministerio de Ciencia y Innovación of Spain: CGL-2006-02131, MB has been supported by EVAN (European Virtual Anthropology Network) MRTN-CT-2005-019564.

## References

- Arsuaga, J.L., Martínez, I., Gracia, A., Lorenzo, C., 1997. The Sima de los Huesos crania (Sierra de Atapuerca, Spain): a comparative study. *J. Hum. Evol.* 33, 219–281.
- Bastir, M., 2008. A systems-model for the morphological analysis of integration and modularity in human craniofacial evolution. *J. Anthropol. Sci.* 86, 37–58.
- Bastir, M., Rosas, A., 2006. Correlated variation between the lateral basicranium and the face: a geometric morphometric study in different human groups. *Arch. Or. Biol.* 51, 814–824.
- Bastir, M., O'Higgins, P., Rosas, A., 2007. Facial ontogeny in Neandertals and modern humans. *Proc. R. Soc. Lond. B* 274, 1125–1132.
- Bastir, M., Rosas, A., Kuroe, K., 2004. Petrosal orientation and mandibular ramus breadth: evidence of a developmental integrated petroso-mandibular unit. *Am. J. Phys. Anthropol.* 123, 340–350.
- Bastir, M., Rosas, A., Lieberman, D.E., O'Higgins, P., 2008. Middle cranial fossa anatomy and the origins of modern humans. *Anat. Rec.* 291, 130–140.
- Bookstein, F.L., 1991. *Morphometric Tools for Landmark Data*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Caspari, R., 2005. The suprainiac fossa: the question of homology. *Anthropol.* 43, 229–239.
- Caspari, R., 2006. The Krapina occipital bones. *Period. Biolog.* 108, 299–307.
- Caspari, R., Radović, J., 2006. New reconstruction of Krapina 5, a male Neandertal cranial vault from Krapina, Croatia. *Am. J. Phys. Anthropol.* 130, 294–307.
- Churchill, S.E., Smith, F.H., 2000. Makers of the early Aurignacian of Europe. *Yrbk. Phys. Anthropol.* 43, 61–115.
- Condemi, S., 2001. *Les Néandertaliens de La Chaise Éd. du CTHS*, Paris.
- Dean, D., Hublin, J.-J., Holloway, R., Ziegler, R., 1998. On the phylogenetic position of the pre-Neandertal specimen from Reilingen, Germany. *J. Hum. Evol.* 34, 485–508.
- Enlow, D.H., 1990. *Facial Growth*. W.B. Saunders Company, Philadelphia.
- Feneis, H., 1982. *Anatomisches Bildwörterbuch*. Georg Thieme Verlag, Stuttgart.
- Fortea, J., de la Rasilla, M., Martínez, E., Sánchez-Moral, S., Cañaveras, J.C., Cuezva, S., Rosas, A., Soler, V., Juliá, R., Torres, T., Ortiz, J.E., Castro, J., Badal, E., Altuna, J., Alonso, J., 2003. La cueva de El Sidrón (Borines, Piloña, Asturias): Primeros resultados. *Estud. Geol.* 59, 159–179.
- Frayer, D., Wolpoff, M., 1985. Sexual dimorphism. *Ann. Rev. Anthropol.* 14, 429–473.
- Gunz, P., Harvati, K., 2007. The Neandertal “chignon”: variation, integration, and homology. *J. Hum. Evol.* 53, 732–746.
- Gunz, P., Mitteroecker, P., Bookstein, F.L., Weber, G., 2004. Computer aided reconstruction of incomplete human crania using statistical and geometrical estimation methods. *Enter the Past: Computer Applications and Quantitative Methods in Archaeology. BAR Intl. Ser.* 1227, 92–94. Archaeopress:Vienna.
- Harvati, K., 2001. *The Neandertal problem: 3-D geometric morphometric models of cranial shape variation within and among species*. Ph. D. Dissertation, City University of New York.
- Hublin, J.-J., 1978. *Le Torus Occipital Transverse et les Structures Associées: Évolution dans le Genre Homo*. PhD Dissertation, Paris VI University, Paris.
- Hublin, J.-J., 1984. The fossil man from Salzitter-Lebenstedt. *Z. Morph. Anthropol.* 75, 45–56.
- Hublin, J., 1998. Climatic changes, paleogeography, and the evolution of the Neandertals. In: Akazawa, T., Aoki, K., Bar-Yosef, O. (Eds.), *Neandertals and Modern Humans in Western Asia*. Plenum Press, New York, pp. 295–310.
- Mardia, K.V., Bookstein, F.L., Moreton, I.J., 2000. Statistical assessment of bilateral symmetry of shapes. *Biometrika* 87, 285–300.
- O'Higgins, P., 2000. The study of morphological variation in the hominid fossil record: biology, landmarks and geometry. *J. Anat.* 197, 103–120.
- Rehg, J.A., Leigh, S.R., 1999. Estimating sexual dimorphism and size differences in the fossil record: a test of methods. *Am. J. Phys. Anthropol.* 110, 95–104.
- Rightmire, G., 2004. Brain size and encephalization in early to Mid-Pleistocene *Homo*. *Am. J. Phys. Anthropol.* 124, 109–123.
- Rohlf, F., 1997. *NTSYS-pc: Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System*. Exeter Software, Setauket, New York.
- Rohlf, F.J., Slice, D., 1990. Extensions of the procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Syst. Zool.* 39, 40–59.
- Rosas, A., Aguirre, E., 1999. Restos humanos Neandertales de la cueva del Sidrón, Piloña, Asturias: nota preliminar. *Estud. Geol.* 55, 181–190.
- Rosas, A., Bastir, M., 2002. Thin-plate spline analysis of allometry and sexual dimorphism in the human craniofacial complex. *Am. J. Phys. Anthropol.* 117, 236–245.
- Rosas, A., Bermúdez de Castro, J.M., 1998. The maurer mandible and the evolutionary significance of *Homo heidelbergensis*. *Geobios* 31, 687–697.
- Rosas, A., Bastir, M., Martínez Maza, C., Bermúdez de Castro, J.M., 2002. Sexual dimorphism in the Atapuerca-SH hominids: the evidence from the mandibles. *J. Hum. Evol.* 42, 451–474.
- Rosas, A., Martínez-Maza, C., Bastir, M., García-Taberner, A., Lalueza-Fox, C., Huguet, R., Estalrich, A., García-Vargas, S., de la Rasilla, M., Fortea, J., 2007. Paleobiological aspects of El Sidrón (Asturias, Spain) Neandertals. *Am. J. Phys. Anthropol.* 144, 202.



- Rosas, A., Martínez-Maza, C., Bastir, M., García-Tabernero, A., Lalueza-Fox, C., Huguet, R., Ortiz, J.E., Juliá, R., Soler, V., Torres, T.D., Martínez, E., Cañaveras, J.C., Sánchez-Moral, S., Cuezva, S., Lariol, J., Santamaría, D., de la Rasilla, M., Fortea, J., 2006. Paleobiology and comparative morphology of a late Neandertal sample from El Sidrón, Asturias, Spain. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 103, 19266–19271.
- Rosas, A., Peña, A., García-Tabernero, A., Bastir, M., De la Rasilla, M., Fortea, J., 2008. Endocranial occipito-temporal anatomy of the SD-1219 fossil from the El Sidrón Neandertals. *Anat. Rec.* 291, 502–512.
- Ruff, C.B., Trinkaus, E., Holliday, T.W., 1997. Body mass and encephalization in Pleistocene *Homo*. *Nature* 387, 173–176.
- Santa Luca, A.P., 1978. A re-examination of presumed Neandertal-like fossils. *J. Hum. Evol.* 31, 21–39.
- Sládek, V., 2000. Hominid Evolution in Central EUROPE during Upper Pleistocene: Origin of Anatomically Modern Humans. University of Bordeaux 1, Bordeaux.
- Smith, F., 1980. Sexual differences in European Neandertal crania with special reference to the Krapina crania. *J. Hum. Evol.* 9, 359–375.
- Smith, F., Trinkaus, E., 1991. Les origines de l'homme moderne en Europe centrale: un cas de continuité. In: Hublin, J.-J., Tillier, A.M. (Eds.), *Aux origines d'Homo sapiens* Nouvelle Encyclopédie. Diderot, pp. 251–290.
- Spitery, E., 1985. Principaux caractères évolutifs de l'os occipital chez les hominides fossiles. *L'Anthropologie* 89, 75–91.
- StatSoft, I., 1999. STATISTICA for Windows. StatSoft, Tulsa, OK.
- Tattersall, I., Sawyer, G.J., 1996. The skull of "*Sinanthropus*" from Zhoukoudian, China: a new reconstruction. *J. Hum. Evol.* 31, 311–314.
- Torres, T., Ortiz, J.E., Grün, R., Eggins, S., Valladas, H., Mercier, N., Tisnérant-Laborde, N., Juliá, R., Soler, V., Martínez, E., Cañaveras, J.C., Sánchez Moral, S., Lario, J., Badal, E., Lalueza-Fox, C., Rosas, A., Santamaría, M., De la Rasilla, M., Fortea, J., 2009. Dating of the hominid (*Homo neanderthalensis*) remains accumulation from El Sidrón Cave (Piloña, Asturias, North Spain): an example of multi-methodological approach to the dating of Upper Pleistocene sites. *Geoarchaeol.*, in press.
- Trinkaus, E., LeMay, M., 1982. Occipital bunning among later Pleistocene hominids. *Am. J. Phys. Anthropol.* 57, 27–35.
- von Cramon-Taubadel, N., 2009. Congruence of individual cranial bone morphology and neutral molecular affinity patterns in modern humans. *Am. J. Phys. Anthropol.* 140, 205–215.
- Wiley, D.F., Amenta, N., Alcantara, D.A., Ghosh, D., Kil, Y.J., Delson, E., Harcourt-Smith, W., Rohlf, F.J., St. John, K., Hamann, B., 2005. Evolutionary morphing. *VIS 05. IEEE*, 431–438.

### 3.2. LÓBULOS OCCIPITALES

La descripción y estudio de la cara endocraneal de los occipitales de El Sidrón se muestra en una serie de tres artículos, dos de los cuales figuran a continuación, y el tercero, por la singularidad de pertenecer a un individuo juvenil, en el apartado siguiente. Tres son los aspectos paleoneurológicos más relevantes que se han estudiado: patrón de drenaje venoso (senos duros), asimetrías hemisféricas (petalias) y circunvoluciones cerebrales (surcos y giros).

Rosas A, Peña-Melán A, **García-Tabernero A**, Bastir M, de la Rasilla M, Fortea J (2008) Endocranial occipito-temporal anatomy of SD-1219 from the Neandertal El Sidrón site (Asturias, Spain). *The Anatomical Record* 291: 502–512.

DOI: 10.1002/ar.20684

Peña-Melián A, Rosas A, **García-Tabernero A**, Bastir M, de La Rasilla M (2011) Paleoneurology of Two New Neandertal Occipitals from El Sidrón (Asturias, Spain) in the Context of *Homo* Endocranial Evolution. *The Anatomical Record* 294: 1370-1381.

DOI: 10.1002/ar.21427

# Endocranial Occipito-temporal Anatomy of SD-1219 From the Neandertal El Sidrón Site (Asturias, Spain)

ANTONIO ROSAS,<sup>1\*</sup> ANGEL PEÑA-MELIÁN,<sup>2</sup> ANTONIO GARCÍA-TABERNERO,<sup>1</sup> MARKUS BASTIR,<sup>1</sup> MARCO DE LA RASILLA,<sup>3</sup> AND JAVIER FORTEA<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Departamento de Paleobiología, Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC), Calle José Gutiérrez Abascal 2, Madrid, Spain

<sup>2</sup>Departamento de Anatomía y Embriología Humana I. Facultad de Medicina, Universidad Complutense de Madrid, Madrid, Spain

<sup>3</sup>Departamento de Historia, Universidad de Oviedo, Calle Teniente Alfonso Martínez s/n, Oviedo, Spain

## ABSTRACT

We addressed the brain drainage system as inferred by the endocranial morphology of the occipito-temporal region of the El Sidrón Neandertal specimen SD-1219. Morphological details of the endocranial surface and its anatomical implications were analyzed for the reconstruction of the dural sinus drainage pattern and its comparison with Neandertals and other hominids. The specimen SD-1219 shows a pattern in which the superior sagittal sinus goes into the right transverse sinus. Comparative analyses with a large sample of fossil hominids reveal a pattern of the SD-1219 fossil that is typical for Neandertals. The analysis of the proportions of the occipital lobes prints within the occipital fossae reveals that the left occipital pole projects toward the right. This possibly indicates brain asymmetry (petalia) in this Neandertal individual, similar to that observed in some modern human brains. Conversely, no such asymmetry was observed in the cerebellar fossae. A particular feature of this fossil is the presence of two crests, located at the middle of the left cerebellar fossa that can be related to either an imprinting of a cerebellar fissure or some bone response to mechanical influence on internal bone surface morphology during cerebellar development. Specific aspects of the paleoneurology of Neandertals are discussed. Further quantitative studies on the endocranial morphology of the occipito-temporal and -mastoid region will shed light on the paleoneurological significance of this important anatomical region for the understanding of human evolution. *Anat Rec*, 291:502–512, 2008. © 2008 Wiley-Liss, Inc.

**Key words:** paleoneurology; brain evolution; dural venous sinuses; Neandertal; petalia

Brain shape of Neandertals (*H. neanderthalensis*) has been thought to be different to that of modern humans (*H. sapiens*; Holloway, 1980; Grimaud-Hervé, 1997, 2004; Bruner et al., 2003). For instance, the formation of a prominent “chignon” has been related to cerebral growth rates relative to bone formation growth rate (Trinkaus and LeMay, 1982; Lieberman, 1995). In a more general sense, the external aspect of the occipito-temporal region is one of the most derived anatomical areas in the evolution of the Neanderthal lineage. Also, the temporal area records significant changes in the evolution of Neandertals (Martínez and Arsuaga, 1997;

Grant sponsor: Consejería de Cultura del Principado de Asturias; Grant sponsor: Convenio Universidad de Oviedo-CSIC; Grant number: 060501040023; Grant sponsor: Ministerio de Educación y Ciencia of Spain; Grant number: CGL2006-02131; Grant sponsor: MRTN-CT-2005-019564 (EVAN).

\*Correspondence to: Antonio Rosas, Department of Paleobiology, Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC), C/José Gutiérrez Abascal 2, 28006 Madrid, Spain. Fax 34-948-425740. E-mail: arosas@mncn.csic.es

Received 17 October 2007; Accepted 18 January 2008

DOI 10.1002/ar.20684

Published online 24 March 2008 in Wiley InterScience (www.interscience.wiley.com).

Harvati, 2003). The internal side of the occipital bone and adjacent areas have been subject of different studies (Grimaud-Hervé, 2004), showing that the main difference between Neandertals and modern human endocasts is the proportionally smaller Neandertal cerebellum (Weaver, 2005), especially as compared to the occipital lobes of the brain (Hublin, 1984).

On the other side, the topological pattern of venous sinuses drainage of the encephalon has been associated to evolutionary changes in the thermoregulation of an increasing brain (Falk, 2004), although it is still not clear whether the size and shape differences between Neandertals and modern human brains give rise to differences in the drainage pattern. However, because the dural venous drainage is related to relative proportions and three-dimensional (3D) configuration of the encephalon (Aiello and Dean, 1990), it can be expected that evolutionary changes in brain morphology might have some relationships to the venous drainage pattern. In this context, the study of internal anatomy of the occipito-temporal region in Neandertals is of great interest. The original description and endocranial comparative anatomy of the Neandertal specimen SD-1219 from El Sidrón site (Asturias, Spain) is presented in this study.

Since 2000, a collection of ~43,000-year-old human fossils is being systematically recovered at El Sidrón cave site (Asturias, Spain) and it represents the most significant Neandertal sample in the Iberian Peninsula (Fortea et al., 2003; Rosas et al., 2006). The site is located in a small transversal gallery (Galería del Osario) belonging to the El Sidrón karst system, and the archeological material is being recovered from a restricted surface not larger than 10 m<sup>2</sup>. Bone assemblage is mostly composed of human remains (~1,400 human fossils), with very few faunal remains. All the skeletal parts are represented in the sample, including the hyoid bone and pedal distal phalanges, and there is a moderate occurrence of Mousterian stone tools. At least nine individuals are represented in the sample (Rosas et al., 2006, 2007) and ancient mtDNA (Lalueza-Fox et al., 2005, 2006) and nuclear DNA (Krauss et al., 2007; Lalueza-Fox et al., 2007) is being extracted from dental and bone remains.

## MATERIAL AND METHODS

The descriptive anatomy of the SD-1219 specimen (Figs. 1, 2) was assessed from the original fossil, supported by 3D reconstructions, computed tomography (CT) images and stereomicroscopic inspection. Terminology of bones and dural sinuses is used according to the work on modern humans by Testut (1911), Poirier and Charpy (1920), and International Anatomical Terminology (2001). The comparative sample is composed of adult or late adolescent Pleistocene hominids (see Table 1). The sample consists of high quality casts produced from the original fossils, virtual specimens from the Virtual Anthropology Collection of the Museo Nacional de Ciencias Naturales -CSIC- (Madrid, Spain), and the NESPOS data base ([www.nespos.org](http://www.nespos.org)). Virtual reconstructions and casts were used for visually assessing the dural sinus drainage pattern and for taking sinus breadth measurements. When available, breadth measurements were taken at four different anatomical regions: (1) superior sagittal sinus, (2) transition curve between superior sag-

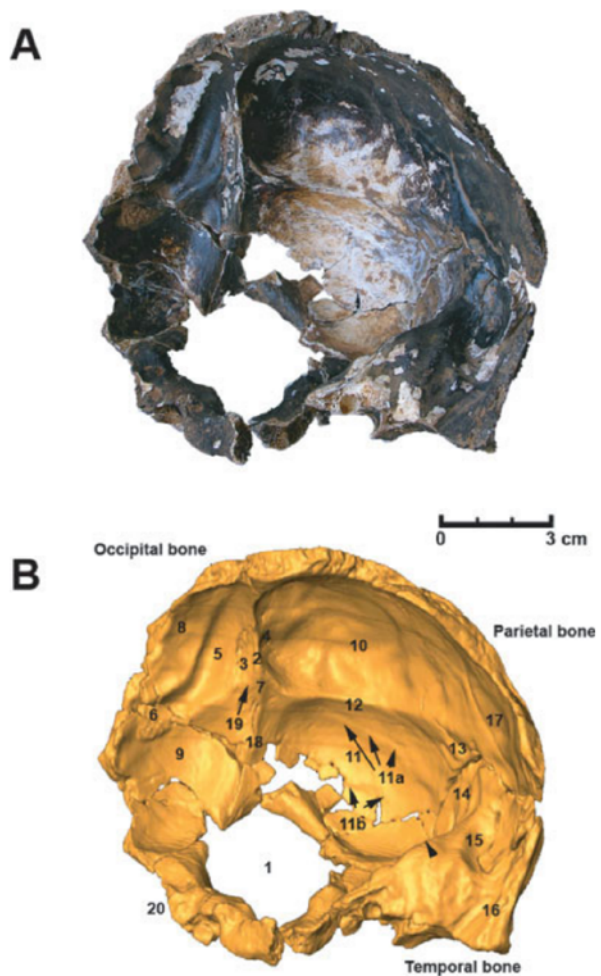


Fig. 1. **A:** Internal view of the SD-1219. **B:** Virtual reconstruction of the specimen with description of characters: (1) foramen magnum; (2) crest of attachment of *falx cerebri*; (3) right slope of 2; (4) left slope of 2; (5) groove for superior sagittal sinus; (6) groove for right transverse sinus; (7) internal occipital protuberance; (8) right cerebral fossa; (9) right cerebellar fossa; (10) left cerebral fossa; (11) left cerebellar fossa; (11a) superior soft crest; (11b) inferior soft crest; (12) crest of attachment of *tentorium cerebelli*; (13) groove for left transverse sinus; (14) groove for left sigmoid sinus; (15) anterior surface of petrous part; (16) squamous part of temporal bone; (17) parietal bone; (18) crest of attachment of *falx cerebelli*; (19) crest of attachment of *tentorium cerebelli*; (20) lateral part of occipital bone.

ittal sinus and transverse sinus, (3) right transverse sinus, and (4) left transverse sinus. Breadth measurements were taken between the apical part of the bony crests that conform the print left by the venous sinus. Additionally, supporting descriptive bibliography has been used to support the assessment of the drainage pattern (Condemi, 2001; Schwartz and Tattersall, 2002, 2003; Holloway et al., 2004).

The virtual comparative sample is based on CT data from the original fossils and involves both medical imaging data (DICOM file format) and/or other 3D polygonal



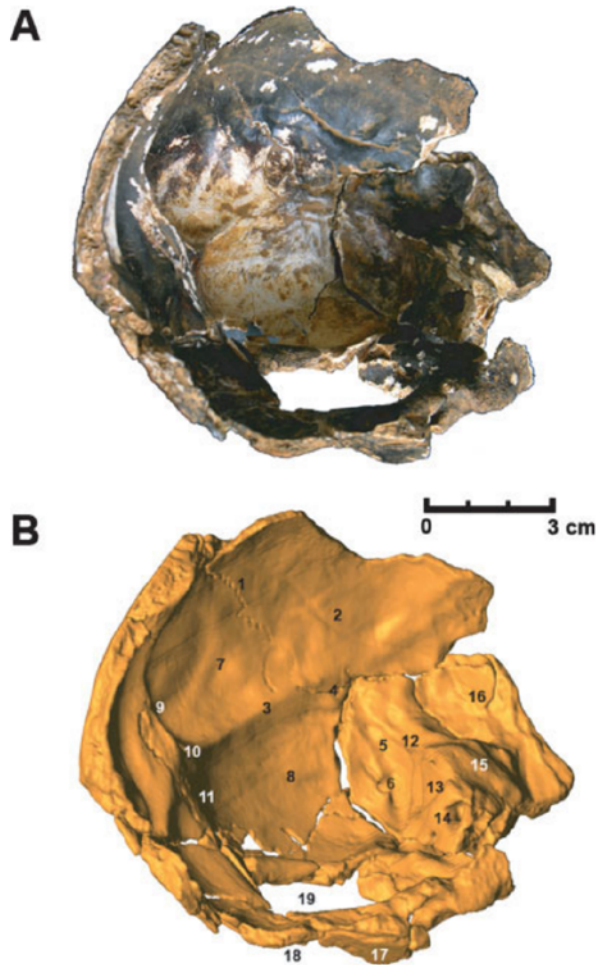


Fig. 2. **A:** Left lateral view of the endocranial surface. **B:** Virtual reconstruction of the left lateral view of the endocranial surface: (1) occipito-parietal suture; (2) groove for parietal branches of middle meningeal vessels; (3) crest of attachment of *tentorium cerebelli*; (4) groove for left transverse sinus; (5) groove for left sigmoid sinus; (6) mastoid foramen; (7) left cerebral fossa; (8) left cerebellar fossa; (9) crest of attachment of *falx cerebri*; (10) internal occipital protuberance; (11) crest of attachment of *falx cerebelli*; (12) groove for superior petrosal sinus; (13) posterior surface of petrous part; (14) internal acoustic opening; (15) anterior surface of petrous part; (16) squamous part of temporal bone; (17) right occipital condyle; (18) lateral part of occipital bone; (19) foramen magnum.

mesh files (i.e., STLs). The 3D models were generated by specialized software (Amira 4.1 & Mimics 9.0), using always the best reconstruction quality available. In a virtual environment, the original data were processed differently to obtain a clear identification of drainage pattern as well as maximizing accuracy of measurements on the virtual specimens. These methods allow an enhanced visualization of anatomical detail and also supply identification and access to hidden or distorted structures, a circumstance relatively frequent when dealing with fossils (i.e., sedimentary matrix-fillings, fragmentation). The sinuses breadths were taken in the

virtual specimens with the specific 3D measurement tools of the software. On the casts, the measurements were taken with a digital calliper.

## RESULTS

### Description of SD-1219

The El Sidrón SD-1219 specimen is a cranial fragment that consists of major part of the occipital bone (with much of the basilar part missing; Figs. 1, 2). The area of the foramen magnum is slightly fragmented and shows an irregular perimeter. A fragment of the left parietal bone is preserved at the superior left area of the specimen. It is well articulated with the squamous part of the occipital as well as with the adjacent parts of the left petrosal temporal bone. The petrous part of temporal bone consists of a heavily weathered mastoid process, a nearly complete petrosal pyramid (until the internal acoustic opening), and a likewise incomplete part of the temporal squama. The endocranial surface of the specimen is dominated by the cerebellar and cerebral fossae (incomplete on the right side), separated by pronounced crests and sulci that converge at the internal occipital protuberance (cruciform eminence). A deep groove for the superior sagittal sinus is present at the superior part of the occipital squama, close to the midsagittal plane. This groove clearly deviates from the midline toward the right and caudally, so that the distance to the midline is considerably increased at the level of the internal occipital protuberance.

### Venous Sinuses Imprints

A sharp crest can be observed at the midsagittal plane, which apparently corresponds to the *falx cerebri* attachment and which is independent from the superior sagittal sinus groove. This crest is strongly marked so that it contributes to demarcate a remarkably deep left cerebral fossa. The crest for the attachment of the *falx cerebri* reaches the internal occipital protuberance, where it becomes much smoother and gives the impression to continue at the internal occipital crest (the insertion of the *falx cerebelli*). The internal occipital protuberance (cruciform eminence) is related to the *confluens sinuum*. The sagittal crest of the *falx cerebri* attachment shows asymmetric margins. The left margin is steeper and continues laterally toward the left cerebral fossa, whereas the right is becoming broader caudally and encloses a triangular area between the sagittal crest and the left margin of the superior sagittal sinus groove. This triangular area shows various tiny crests oriented parallel to the sagittal crest (Fig. 1).

Located at the right side, the wide groove of the superior sagittal sinus is continuous at the level of the internal occipital protuberance with the groove for the right transverse sinus. This sinus, in its horizontal trajectory, curves obliquely between the right cerebral and cerebellar fossae in a caudolateral sense, invading parts of the right cerebellar fossa. Unfortunately, its further trajectory and the origin of the sigmoid sinus groove are not preserved. Between the most caudal part of the superior sagittal sinus and the internal occipital protuberance, a smooth crest is observed, which is probably the insertion of the *tentorium cerebelli* that continues laterally with the groove of the right transverse sinus.

**TABLE 1. Comparative sample of Pleistocene *Homo* specimens, with the observed dural sinus drainage pattern and sinuses breadth measurements.**

Specimen	Species	Pattern	SSS	SSS-TS	RTS	LTS	Sort of Data
KNM-ER 1813	<i>H. habilis</i>		5.80	4.40	4.60	4.10	Virtual
KNM-ER 3733	<i>H. ergaster</i>		6.90	11.80	7.60	7.40	Virtual
KNM-ER 15000	<i>H. ergaster</i>		7.30	9.30	6.90	7.00	Virtual
OH-9	<i>H. ergaster</i>		–	–	4.37	7.18	Virtual
Dmanisi 2280	<i>H. erectus</i>		–	–	–	–	Cast
Sangiran 2	<i>H. erectus</i>		7.40	8.40	7.60	–	Virtual
Sangiran 4	<i>H. erectus</i>		–	–	–	–	Virtual
Sangiran 12	<i>H. erectus</i>		10.55	10.90	9.03	–	Cast
Nanjing I	<i>H. erectus</i>		7.18	–	4.11	5.38	Cast
ZKD XII	<i>H. erectus</i>		7.48	17.08	8.62	4.37	Cast
ZKD III	<i>H. erectus</i>		7.65	8.90	7.06	6.99	Cast
Kabwe	<i>H. heidelbergensis s.l.</i>		8.20	10.60	9.90	–	Virtual
Ndutu	<i>H. heidelbergensis s.l.</i>		6.70	11.80	7.90	5.60	Virtual
Reilingen	<i>H. heidelbergensis s.s.</i>		8.10	11.10	–	6.70	Virtual
Swanscombe	<i>H. heidelbergensis s.s.</i>		6.80	10.40	5.00	9.00	Virtual
Steinheim	<i>H. heidelbergensis s.s.</i>		8.20	9.90	6.40	5.80	Virtual
Vértesszöllös	<i>H. heidelbergensis s.s.</i>		5.65	8.82	6.73	13.50	Cast
Gibraltar-1	<i>H. neanderthalensis</i>		7.10	8.20	6.20	6.20	Virtual
Biache-1	<i>H. neanderthalensis</i>		7.50	10.76	6.71	4.16	Cast
La Chaise S12	<i>H. neanderthalensis</i>		9.50	8.93	8.76	–	Cast
La Chaise S9	<i>H. neanderthalensis</i>		4.78	5.64	7.75	–	Cast
La Chaise BD6	<i>H. neanderthalensis</i>		9.45	9.59	10.79	4.73	Cast-Virtual
Vindija	<i>H. neanderthalensis</i>		7.47	7.46	6.68	–	Cast
Guattari-1	<i>H. neanderthalensis</i>		9.92	11.34	10.07	4.68	Virtual
Hortus XLIX	<i>H. neanderthalensis</i>		10.09	10.26	8.92	7.78	Original
Salzgitter-1	<i>H. neanderthalensis</i>		6.16	12.92	–	10.20	Virtual
Le Moustier-1	<i>H. neanderthalensis</i>		8.59	–	8.36	6.40	Virtual
Tabun-1	<i>H. neanderthalensis</i>		6.00	11.00	8.80	–	Virtual
Spy-1	<i>H. neanderthalensis</i>		8.50	12.20	4.20	7.80	Virtual
Spy-2	<i>H. neanderthalensis</i>		6.67	10.71	7.10	5.29	Virtual



**TABLE 1. Comparative sample of Pleistocene *Homo* specimens, with the observed dural sinus drainage pattern and sinuses breadth measurements. (continued)**

Specimen	Species	Pattern	SSS	SSS-TS	RTS	LTS	Sort of Data
SD- 1149	<i>H. neanderthalensis</i>	└ <sup>RT</sup>	8.01	—	—	—	Original-Virtual
SD- 1219	<i>H. neanderthalensis</i>	└	8.40	8.14	8.25	5.36	Original
Mladec 1	<i>H. sapiens</i>	└	9.20	12.70	10.4	6.00	Virtual

SSS: superior sagittal sinus; SSS-TS: transition curve between superior sagittal sinus-transverse sinus (right or left); RTS: right transverse sinus; LTS: left transverse sinus. All measurements in mm.

Sinuses Patterns symbols and correspondence to Delmas and Chifflet (1950) classification:

└ SSS continues by RTS. LTS also present but with no appreciable connection with SSS. Asymmetric type 3 right dominant.

└ SSS continues by LTS. RTS also present but with no appreciable connection with SSS. Asymmetric type 3 left dominant.

└ SSS continues by RTS. LTS not marked. Asymmetric type 3 right dominant.

└ SSS continues by LTS. RTS not marked. Asymmetric type 3 left dominant.

└ SSS continues by both RTS and LTS Symmetric type 1.

? Not clear, uncertain.

∅? Absent part.

└ SSS continues by RTS which deviates from the sagittal crest of attachment of falx cerebri. LTS also marked but with no appreciable connection with SSS. Asymmetric type 3 right dominant.

## Occipital Fossae

The occipital fossae are separated, on the left side, by a horizontal osseous crest that is well marked and originates in the region superior to the internal occipital protuberance. This horizontal crest, which corresponds to the insertion of the tentorium cerebelli, becomes smoother laterally as it approximates the temporal bone, where the left sigmoid sinus originates. Therefore, and different to the right side, the left occipital fossae are separated by a crest, rather than by the horizontal sulcus of the left transverse sinus.

The left cerebral fossa is very deep, an impression that is enhanced by the sharp sagittal crest of the *falx cerebri* attachment and the transverse crest of the attachment of the *tentorium cerebelli*. The most profound part of the left cerebral fossa, that is, the print of the left occipital pole, is slightly shifted to the right side. Also, at the surface of this fossa, the wide and smooth sulci that correspond to the gyri of the occipital lobes can be easily identified.

The left cerebellar fossa is also wide, although shallower than the cerebral fossa. Left cerebral and cerebellar fossae are not separated by sulci, except at the more lateral region that corresponds to the origin of the sigmoid sinus groove (Fig. 1). The surface of the cerebellar fossa is smooth, with the exception of two finely delineated and parallel fine crests can be identified as bony thickenings. The first crest originates medially to the internal occipital protuberance and continues caudolaterally toward the internal inclination of the sigmoid sinus groove (Fig. 3). The second crest is located caudally and parallel to the first one. The origin of the second crest cannot be located because of missing bone. In the sagittal region, at the internal occipital crest, there is no sulcus that could indicate the presence of an occipital sinus. Additionally, there are no impressions that could indicate a marginal sinus or a plexiform formation in the surrounding area of the foramen magnum.

The contralateral cerebellar and cerebral fossae cannot be easily described because a great part of the occipital squama is missing. However, it can be deduced from the preserved parts that the left cerebral fossa is deeper than the right one, while both cerebellar fossae are very similar.

At the endocranial surface of the temporal bone, two surfaces can be observed. The anterior surface of the petrous part that relates to the base of the brain is very wide and continuous laterally with the part of the temporal squama (Fig. 2). The posterior surface of the petrous part that is related to the cerebellum is also wide and ends at the level of the internal acoustic opening. Between both surfaces, on the superior crest of the petrous part, the groove for the superior petrosal sinus is observed and limited by two fine crests. The petrosal sinus trajectory runs along the superior border until it reaches the groove of the sigmoid sinus posteromedially.

The sigmoid sinus is defined by a deep and wide groove below the petrous part of temporal that terminates in the jugular foramen. In the middle third of its trajectory, and at the internal margin, a small foramen can be observed (Fig. 3) which connects with another one to the exocranial surface and likely corresponds to the mastoid foramen of the mastoid emissary vein. Close to the sigmoid sinus, the foramen condylaris can be identified, but there is no evidence for the existence of an emissary vein. The internal surface of the parietal bone fragment is dominated by the grooves of the parietal branches of the middle meningeal vessels (Fig. 2).

## Quantitative Results

The breadth of the superior sagittal sinus in its middle third is 8.40 mm, a value within the variation range of modern humans (8–9 mm; Testut and Laterjet, 1979). The breadth of the right transverse sinus is 8.25 mm,



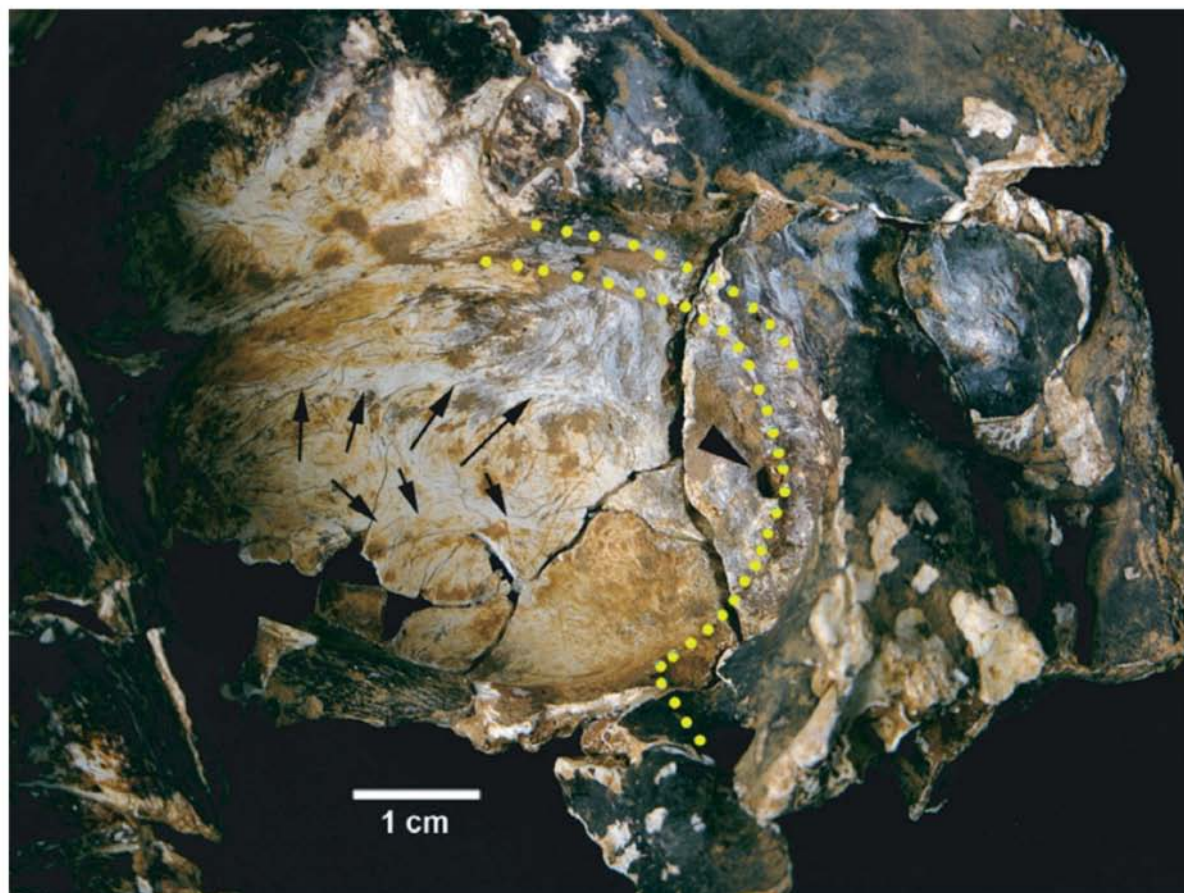


Fig. 3. View of the left cerebellar fossa. The arrowhead points at the mastoid foramen; arrows indicate superior and inferior soft crests; light dots mark the groove for the left transverse and sigmoid sinus.

similarly within the modern human range (Testut and Laterjet, 1979). These data are similar to those presented for other specimens of the genus *Homo*, which, in turn, are similar to those of modern humans (Table 1; Fig. 4).

Dural sinuses pattern type 3 right dominant of Delmas and Chifflet (1950) is found in a 60% of the whole sample, and up to 80% of the Neandertals subsample (Table 1). Breadth of the superior sagittal sinus is 7.84, and 8.1 for the right transverse sinus. As long as this comparative sample allows saying, no differences among the different species of *Homo* can be detected. In addition, two variants could be distinguished, whether the breadth of the SSS is larger than that of the RTS (variant a), or the contrary (variant b). These two possible situations help to characterize species or groups, as all of them present cases of both variants. Particularly, asymmetric type 3 Neandertals ( $n = 11$ ) include six cases of "variant a" and five correspond to "variant b." The same occurs in cases of type 3 left dominant. For instance, breadth of the SSS is larger than that of the LTS in Nanjing I. The contrary is seen in Swanscombe.

## DISCUSSION

### Cranial Dural Venous Sinuses

Our analysis of the venous sinuses of the dura mater of SD-1219 permits one to infer a model of sinuses that corresponds likely to the asymmetric type or type 3 of Delmas and Chifflet (1950), right dominant of Singh et al. (2004), type 2 dominant without occipito-marginal component of Hollinshead, (1961) and Campillo (2002), or type 1 (detached sinuses) of Poirier and Charpy (1920). This pattern is common in Neandertals (Holloway et al., 2004), but also in other hominids (85%), including modern humans (80%; Kimbel, 1984; Beards et al., 1998; Mehta et al., 2000; Grimaud-Hervé, 2004; Bruner, 2003; Table 1). In the inferred pattern, continuity exists between the superior sagittal sinus and the right transverse sinus. In the present case, the width of the superior sagittal sinus is slightly larger than the width of the right transverse sinus. This pattern may suggest a volumetric flow similar to those described by Mehta et al. (2000). Interestingly, this is not always the case, as these values can be inverted (Table 1). Another characteristic of SD-1219 is the marked deviation of the final part of the superior sagittal sinus to-



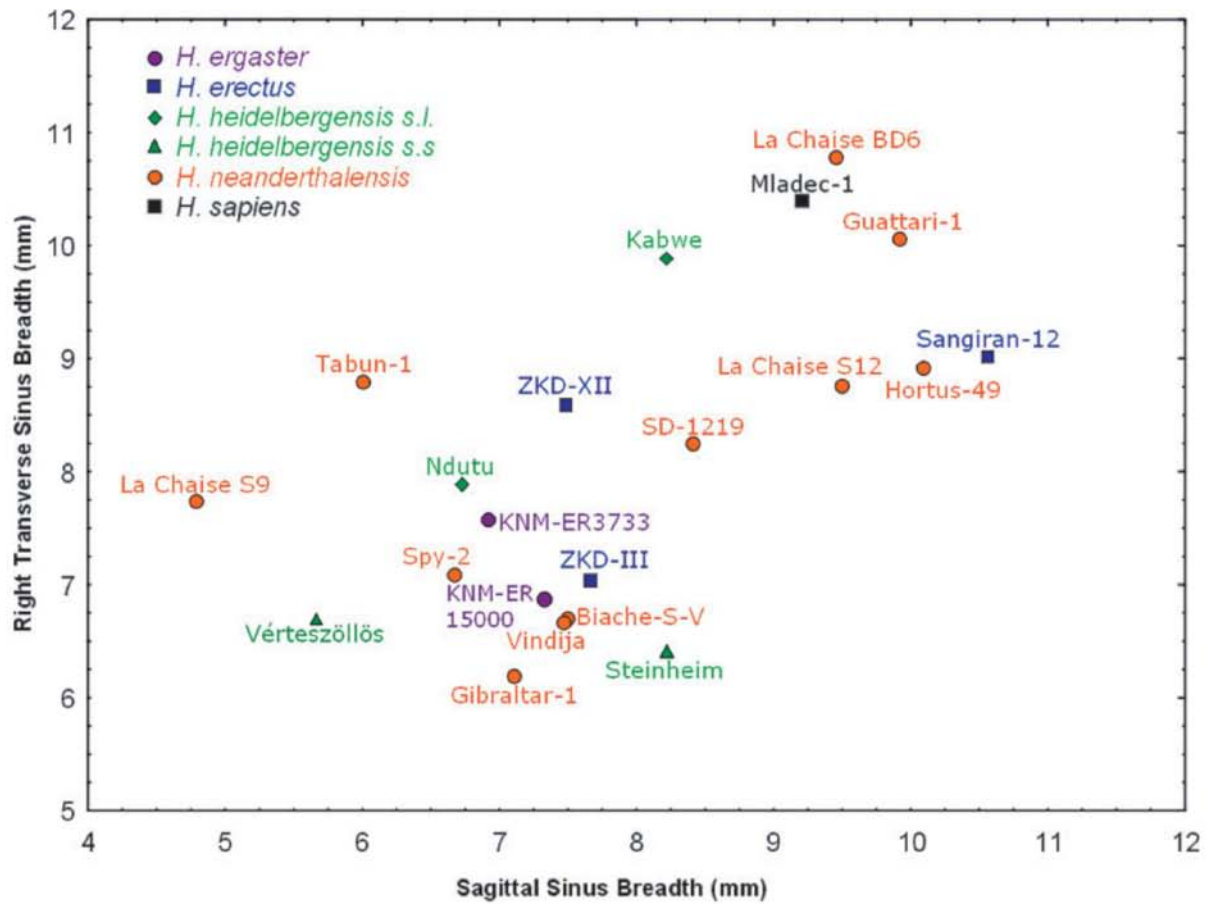


Fig. 4. Scatterplot of the dural venous sinuses breadths. Only fossil specimens with a similar pattern to SD-1219 were selected (superior sagittal sinus continues in the right transverse sinus).

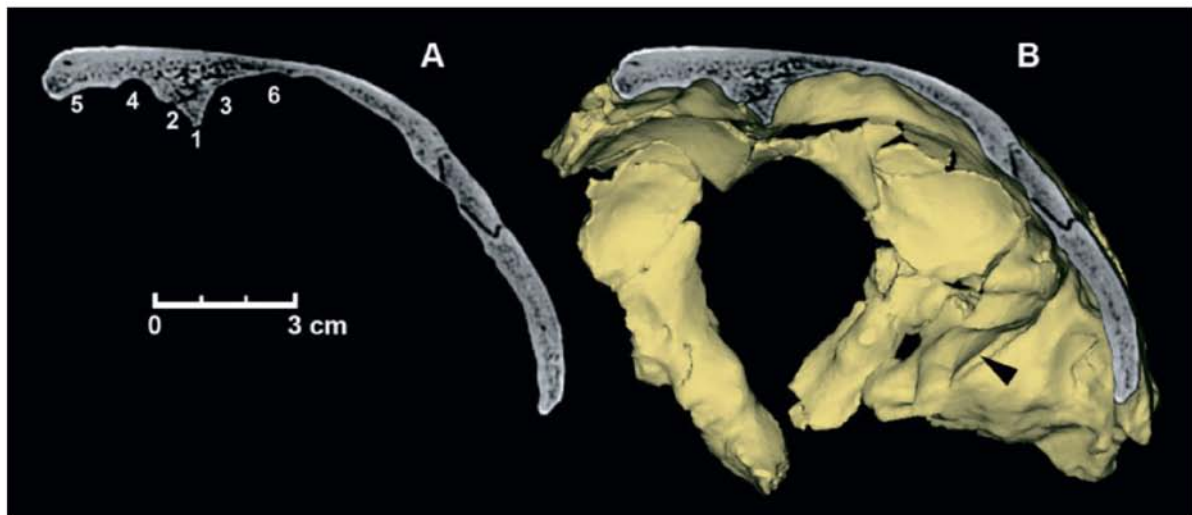


Fig. 5. Computed tomography reconstructions of the caudal half of the endocranial surface of the SD-1219. **A:** Axial section of SD-1219 at the middle part of the cerebral fossa: (1) crest of attachment of *falx cerebri*; (2) right slope of 1; (3) left slope of 1; (4) groove for superior

sagittal sinus; (5) right cerebral fossa; (6) left cerebral fossa, note the slight thickness of the bone in this region. **B:** A three-dimensional reconstruction of the occipital fossae: arrowhead points to the groove for the superior petrosal sinus.

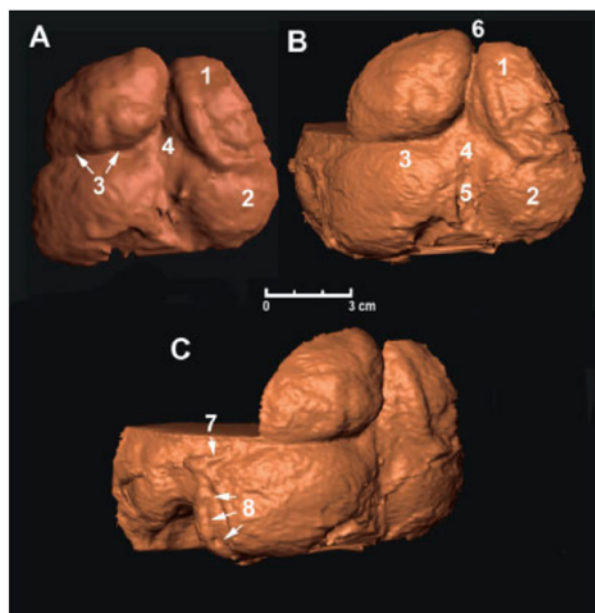


Fig. 6. Virtual endocast of SD-1219, where the content of the four fossae can be appreciated. **A:** Posterior view. **B:** Posterior right-oblique view. **C:** Right lateral-oblique view of the left cerebellar fossa. (1) superior sagittal sinus and right transverse sinus; (2) right cerebellar hemisphere; (3) crest of attachment of *tentorium cerebelli*; (4) internal occipital protuberance, note that there are no prints of the plexiform net; (5) crest of attachment of *falx cerebelli*; (6) longitudinal cerebral fissure; (7) short segment of left transverse sinus; (8) left sigmoid sinus.

ward the right. This finding is not rare in Neandertals. In 13 of 15 cases, such a configuration can be observed (Table 1), although only 6 correspond to type 3 (asymmetric right dominant) of Delmas and Chifflet (1950). This strong deviation toward the right leads to delamination of the *falx cerebri*, as it approaches the internal occipital crest. This situation gives rise to the formation of several laminae. One or more of these would contain the superior sagittal sinus, whereas the rest of these laminae reflect the *falx cerebri* attachment at the right margin of the sagittal crest. The superior sagittal sinus is on top of the superior margin of the right occipital lobe and runs across the right occipital pole (Fig. 6). This latter side appears less depressed than the left. According to this finding, the segment of the transition between the superior sagittal sinus into the right transverse sinus appears also anteriorly displaced (Figs. 5, 6). Regarding the craniocaudal location of the transverse sinuses, Poirier and Charpy (1920) suggested that, in modern humans, the right transverse sinus is slightly more elevated than the left. However, in SD-1219, the opposite is the case. The right transverse sinus is located more caudally than the left in the superior region of the inferior cerebellar fossa (Fig. 6).

On the other hand, a continuity between the straight sinus and the left transverse sinus can be assumed. As already mentioned, in SD-1219 the left transverse sinus does not leave impressions between the cerebellar and cerebral fossae. Instead of a sulcus, the attachment crest of the *tentorium cerebelli* is observed. Laterally, the crest is substituted by a sulcus that goes into the groove of the left sigmoid sinus (Fig. 6C). The 3D reconstruction

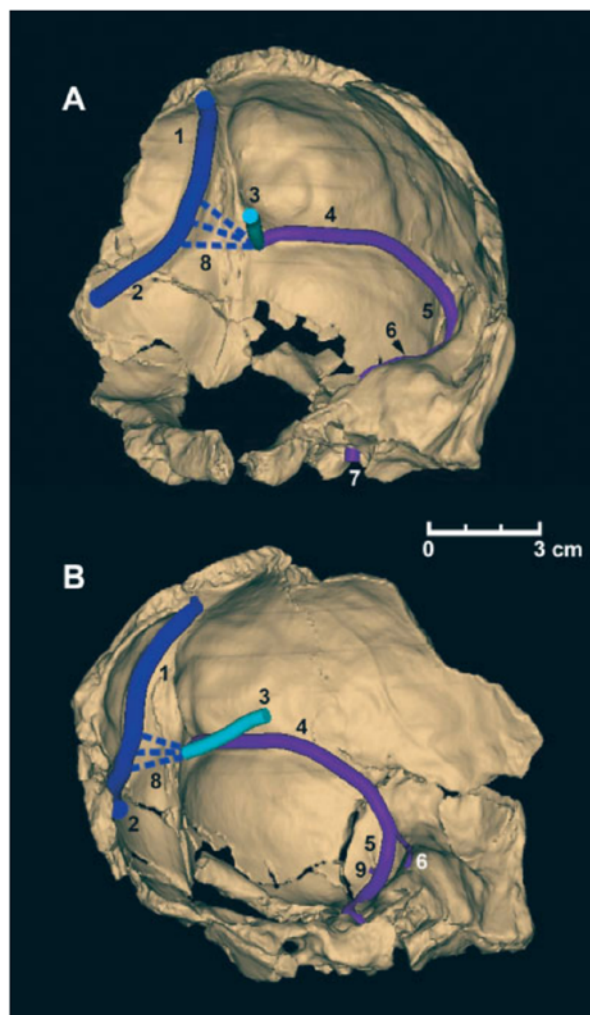


Fig. 7. Virtual reconstruction of the dural venous sinuses. **A:** Anterior view. **B:** Right view. (1) sagittal superior sinus; (2) right transverse sinus; (3) hypothetical straight sinus; (4) left transverse sinus; (5) left sigmoid sinus; (6) superior petrosal sinus; (7) internal jugular vein; (8) hypothetical communication between right and left venous systems; (9) emissary mastoid vein.

of the endocast shows that the sigmoid sinus receives a short segment of the left transverse sinus (Figs. 1, 3, 6).

Alternatively, it could also be hypothesized that the left transverse sinus does not exist, because there are no corresponding endocranial impressions. In modern humans, the frequency of such an absence ranges between 5% and 12% (Beards et al., 1998). In that case, it should be expected that the venous drainage, which normally goes to the left transverse sinus from the cerebellum, the brainstem, and occipital and temporal lobes, would be deviated into the left sigmoid sinus, incrementing the superior petrosal sinus and/or other additional drainage systems, such as the occipito-marginal system (Dora and Zileli, 1980; Bruner, 2003). However, there are no clear endocranial impressions that would support



this hypothesis. Thus, it is preferable to assume the existence of the left transverse sinus, which is displaced either along the superior surface of the *tentorium cerebelli* attachment crest or runs on top of this crest. In this latter case, the only contact with the squamous part of the occipital bone would then be in its most lateral area, shortly before giving rise to the left sigmoid sinus.

Around the internal occipital protuberance, there is no evidence for a plexiform pattern of the *confluens sinuum* (Testut, 1911) or other communications between the right and left venous systems. It is more likely to assume that the two systems were detached. In such a case, either a few foramina would exist in common walls of the sinuses, or, if separated, a communication would exist in the form of narrow canals (Rouvière and Delmas, 2005; dashed lines in Fig. 7). However, no such evidence is present in SD-1219. Although in modern humans it has been suggested that the mentioned communication is frequent (Poirier and Charpy, 1920; Testut, 1921; Rouvière and Delmas, 2005), in SD-1219 there is no impression for this pattern, which in Figure 7 is indicated by discontinuous lines.

The proposed model suggests, thus, a separation between left and right circulations. This explanation gives rise to a dynamic drainage system, in which the superior sagittal sinus drains a major part of the cortex venous blood into the right jugular vein. However, it has been demonstrated that, in modern humans, the venous circulation is complex (Poirier and Charpy, 1920; Testut, 1921; Rouvière and Delmas, 2005), a fact that is related to the high numbers of anastomotic branches. These anastomoses can redirect the venous drainage flow into whatever physiologically necessary direction. This finding has been demonstrated by studies of venous circulation dynamics in the light of effects of certain pathological processes that lead to interruption of a specific drainage pattern (Mattle et al., 1990; Hoffman et al., 2002). It seems, however, that the problem of functional asymmetries of jugular veins is still open (Lazorthes et al., 1978).

There is some evidence of a communication between endo- and exocranial venous circulation. A small foramen of the mastoid emissary vein is observed with a diameter similar to that of modern humans. The existence of a condylar emissary vein can be ascertained by the external part of the corresponding foramen. The internal part is still filled with sediment and can thus not be recognized in SD-1219 (not shown in the figures). It should be noticed that it is difficult to observe impressions and sulci that could indicate other venous communications between the internal and exocranial space.

Finally, there is no correlation between the breadth of the grooves of the SSS and RTS. No clear aggregation defining *Homo* species or groups considered in Table 1 can be observed in the scatterplot (Fig. 4). Breadth values of the different sinuses randomly distribute across the specimens of the genus *Homo*. In summary, despite the brain shape differences between Neandertals and modern humans, apparently there is no difference in the gross pattern of the venous drainage system.

### Asymmetry

SD-1219 shows some asymmetric features. An axial section through the maximum depth of the left cerebral fossa (Fig. 5) shows that the corresponding thickness at the

right fossa is higher. This finding indicates that the left occipital pole of SD-1219 is shifted posteriorly and, thus, characterized by a left-occipital petalia, as illustrated in the virtual endocast (Fig. 6). Also left occipital pole of SD-1219 is rotated toward the right. Compatible with this spatial position, the superior sagittal sinus lies directly on the right occipital lobe in a slightly anterior position (Figs. 5, 6). Such a configuration is usually accompanied by a deviation of the right frontal pole toward the left, the so-called Yakovlevian anticlockwise torque (Toga and Thompson, 2003), and is quite common in Neandertals and also in modern humans (Holloway et al., 1982). However, obviously such a hypothetical frontal left deviation as suggested here, and its corresponding petalia cannot be assessed without the associated frontal bone. However, it would suggest, as mentioned, an anticlockwise rotation of the fronto-occipital hemispheric axis (Bruner et al., 2003), which happens in 80% of Neandertals (Holloway, 1997).

It has been suggested that the relationship between petalia or brain asymmetry and behavioral aspects is difficult and speculative (Holloway, 1981). Only if clear limits between different functional compartments of the brain could be established, which is difficult on endocasts, some statements could be made (Andreasen et al., 1993; Conroy and Smith, 2007). Another aspect of asymmetry is the already discussed venous sinus drainage pattern. Such a kind of asymmetry is generally linked to the ontogenetic development of an individual brain (Peña Melian, 2000) and indicates the morphological preponderance of a given brain hemisphere (Delmas and Chifflet, 1950).

### Cerebellum

The left cerebellar fossa is wide, whereas the preserved part of the right one lacks details that indicate asymmetry. Figure 3 shows two smooth and parallel crests on the left side, which cannot be observed at the right side due to missing bone. These two crests might relate to some of the principal fissures of the caudal surface of the cerebellar hemisphere or could be the result of mechanical processed during the ontogeny of the fossa. As far as it can be assessed from literature, such crests have never been observed in other Neandertals or hominid fossils.

It is known that, in modern humans, the cerebellum is notably larger than in other primates; specifically, 2.8 times larger than expected for a primate with body size of a human (Rilling, 2007). However, if the volume of the human cerebellum is compared with the volume of the cortex, it is relatively smaller compared with other hominoid primates. This finding might be because of the extreme encephalization of the cortex in humans and because not all regions of the cortex project into the cerebellum (Deacon, 1988; Rilling and Insel, 1999). In Neandertals, something similar could have happened although it is not known whether such changes have affected the cerebellum or the cerebral cortex. It is known that Neandertals had smaller anterior and posterior semicircular canals and a larger lateral semicircular canal compared with modern humans (Hublin et al., 1996; Spoor et al., 2003). These proportional differences might reflect different patterns of head movements compared with modern humans. Likewise, these variations can also be interpreted in the context of differences in the movement of the body, which should then be reflected in the vestibulo- and



spino-cerebellar regions. Recently, Weaver (2005) has shown, although on a limited data set, that Neandertals are characterized by a small cerebellum, both absolute and relative to overall brain size. It is unknown whether there is a direct relationship between the variation of the semicircular canal dimensions (Hublin et al., 1996; Spoor et al., 2003) and evolutionary modifications of cerebellum size (Weaver, 2005), but such considerations indicate that the functional complex "inner ear-cerebellum" should be an important focus of paleoneurological research in Neandertals.

### ACKNOWLEDGMENTS

We thank all the people working at the El Sidrón site excavation for their dedication. We thank Elena Santos for her technical advice. We are grateful to Profs. Henry and M<sup>a</sup> Antoinette de Lumley for access their cast collection. We also thank Reinhard Ziegler (Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart), Chris Stringer and Robert Krusynski (Natural History Museum, London), Fred Spoor (University College London), Ema Mbua (Kenya National Museums), Luca Bondioli (Museo Nazionale Preistorico Etnografico Luigi Pigorini), Roberto Macchiarelli (University of Poitiers), Maria Teschler, (Naturhistorisches Museum Wien), Dan Lieberman (Peabody Museum, Harvard), Patrick Semal (Royal Belgian Institute of Natural Sciences, Brussels), Friedemann Schrenk (Senckenberg Museum, Frankfurt), for gently providing CT data.

### LITERATURE CITED

- Aiello L, Dean C. 1990. An introduction to human evolutionary anatomy. 1st ed. London: Academic Press Limited.
- Andreasen NC, Flaun M, Swayze II V, O'leary DS, Alliger R, Cohen G, Ehrhardt J, Yuh WTC. 1993. Intelligence and brain structure in normal individuals. *Am J Psychiatry* 150:130–134.
- Beards SC, Yule S, Kassner A, Jackson A. 1998. Anatomical variations of cerebral venous drainage: the theoretical effect on jugular bulb blood samples. *Anaesthesia* 53:627–633.
- Bruner E. 2003. Geometric morphometrics and paleoneurology: brain shape evolution in the genus *Homo*. *J Hum Evol* 47:279–303.
- Bruner E, Manzi G, Arsuaga JL. 2003. Encephalization and allometric trajectories in the genus *Homo*: evidence from the Neandertal and modern lineages. *Proc Natl Acad Sci U S A* 100:15335–15340.
- Campillo D. 2002. ¿Qué sabemos del neurocráneo de los homínidos? In: Baquedano E, Rubio Jara S, editors. *Miscelánea en homenaje a Emiliano Aguirre. Volumen III (Paleoantropología)*. Alcalá de Henares: Museo Arqueológico Regional. p 183–193.
- Condemi S. 2001. *Les Néandertaliens de La Chaise*. Paris: Comité des Travaux Historiques et Scientifiques. p 75–76.
- Conroy GC, Smith RJ. 2007. The size of scalable brain components in the human evolutionary lineage: with a comment on the paradox of *Homo floresiensis*. *J Comp Hum Biol* 58:1–12.
- Deacon TW. 1988. Human brain evolution. II. Embryology and brain allometry. In: Jerison H, Jerison I, editors. *Intelligence and evolutionary biology*. Heidelberg: Springer. p 386–416.
- Delmas A, Chifflet J. 1950. Le pressoir d'Herophile. *C R Ass Anat* 37:123–131.
- Dora F, Zileli T. 1980. Common variations of the lateral and occipital sinuses at the confluens sinuum. *Neuroradiology* 20:23–27.
- Falk D. 2004. *Braindance: new discoveries about human origins and brain evolution*. 1st ed. (revised and expanded). Gainesville, FL: University Press of Florida.
- Fortea J, de la Rasilla M, Martínez E, Sánchez-Moral S, Cañaveras JC, Cuezva S, Rosas A, Soler V, Julià R, de Torres T, Ortiz JE, Castro J, Badal E, Altuna J, Alonso J. 2003. La cueva de El Sidrón (Borines, Piloña, Asturias): primeros resultados. *Estud Geol* 59: 159–180.
- Grimaud-Hervé D. 1997. *L'évolution de l'encéphale chez Homo erectus et Homo sapiens*. Paris: CNRS Editions.
- Grimaud-Hervé D. 2004. Evolution de l'encéphale au sein de la lignée néandertalienne. In: Baquedano E, Rubio Jara S, editors. *Miscelánea en homenaje a Emiliano Aguirre. Volumen III. (Paleoantropología)*. Alcalá de Henares: Museo Arqueológico Regional. p 184–193.
- Harvati K. 2003. Quantitative analysis of Neandertal temporal bone morphology using three-dimensional geometric morphometrics. *Am J Phys Anthropol* 120:232–238.
- Hoffmann O, Klingebiel R, Braun JS, Katchanow J, Valdueza JM. 2002. Diagnostic pitfall: atypical cerebral venous drainage via the vertebral venous system. *Am J Neuroradiol* 23:408–411.
- Hollinshead WH. 1961. *Anatomy for surgeons*. Vol I. 1st ed. New York: Harper and Row.
- Holloway RL. 1980. Indonesian "Solo" (Ngandong) endocranial reconstructions: some preliminary observations and comparisons with Neandertal and *Homo erectus* group. *Am J Phys Anthropol* 55: 285–295.
- Holloway RL. 1981. Volumetric and asymmetry determinations on recent hominid endocranial casts: Spy I and II, Djebel Ihroud I, and the Sale *Homo erectus* specimens, with some notes on Neandertal brain size. *Am J Phys Anthropol* 55:385–393.
- Holloway RL. 1997. Brain Evolution. In: Dulbecco R, editor. *Encyclopedia of Human Biology*. Volume 2. New York: Academic Press. p 189–200.
- Holloway RL, De La Coste-Lareymondie MC. 1982. Brain endocranial asymmetry in pongids and hominids: some preliminary findings on the paleontology of cerebral dominance. *Am J Phys Anthropol* 58:101–110.
- Holloway RL, Broadfield DC, Yuan MS. 2004. The human fossil record. Vol. III. In: Schwartz JH, Tattersall I, editors. *The human fossil record*. New York: Wiley-Liss.
- Hublin JJ. 1984. The fossil man from Salzitter-Lebenstedt (FRG) and its place in human evolution during the Pleistocene in Europe. *Z Morphol Anthropol* 75:45–56.
- Hublin J, Spoor F, Braun M, Zonneveld F, Condemi S. 1996. A late Neandertal associated with Upper Palaeolithic artefacts. *Nature* 381:224–226.
- International Anatomical Terminology. 2001. Sociedad Anatómica Española (SAE). 1st ed. Madrid: Editorial Médica Panamericana.
- Kimbel WH. 1984. Variation in the pattern of cranial venous sinuses and hominid phylogeny. *Am J Phys Anthropol* 63:243–263.
- Krause J, Lalueza-Fox C, Orlando L, Enard W, Green RE, Burbano HA, Hublin J-J, Hanni C, Fortea J, de la Rasilla M, Bertranpetit J, Rosas A, Paabo S. 2007. The derived FOXP2 variant of modern humans was shared with Neandertals. *Curr Biol* 17:1908–1912.
- Lalueza-Fox C, Sampietro ML, Caramelli D, Puder Y, Lari M, Calafell F, Martínez-Maza C, Bastir M, Fortea J, de la Rasilla M, Bertranpetit J, Rosas A. 2005. Neandertal evolutionary genetics: mitochondrial DNA data from the Iberian Peninsula. *Mol Biol Evol* 22:1077–1081.
- Lalueza-Fox C, Krause J, Caramelli D, Catalan G, Milano L, Sampietro L, Calafell F, Martínez-Maza C, Bastir M, García-Tabernero A, de la Rasilla M, Fortea J, Paabo S, Bertranpetit J, Rosas A. 2006. The mitochondrial hypervariable region I of an Iberian Neandertal suggests a population affinity with other European Neandertals. *Curr Biol* 16:R629–R630.
- Lalueza-Fox C, Rompler H, Caramelli D, Staubert C, Catalano G, Hughes D, Rohland N, Pilli E, Longo L, Condemi S, de la Rasilla M, Fortea J, Rosas A, Stoneking M, Schoneberg T, Bertranpetit J, Hofreiter M. 2007. A melanocortin 1 receptor allele suggests varying pigmentation among Neanderthals. *Science* 318:1453–1455.
- Lazorthes G, Gouazé A, Salamon G. 1978. Vascularisation et circulation de l'encéphale. *Physiologie, exploration, angiographie*. Paris: Masson. p 60–62.
- Lieberman D. 1995. Testing hypotheses about recent human evolution from skulls: integrating morphology, function, development and phylogeny. *Curr Anthropol* 36:159–197.
- Martínez I, Arsuaga JL. 1997. The temporal bones from Sima de los Huesos Middle Pleistocene site (Sierra de Atapuerca, Spain). A phylogenetic approach. *J Hum Evol* 33:283–318.

- Mattle H, Edelman RR, Reis MA, Atkinson DJ. 1990. Flow quantification in the superior sagittal sinus using magnetic resonance. *Neurology* 40:813–815.
- Mehta NR, Jones L, Kraut MA, Melhen ER. 2000. Physiologic variations in dural venous sinus flow on phase-contrast MR imaging. *AJR Am J Roentgenol* 175:221–225.
- Peña Melian A. 2000. Development of human brain. *Hum Evol* 15:99–112.
- Poirier P, Charpy A. 1920. *Traité d'Anatomie Humaine*. Tome deuxième. Troisième fascicle. Angéiologie. 3rd ed. Paris: Masson.
- Rilling JK. 2007. The evolution of the cerebellum in anthropoid primates. In: Kaas J, editor. *Evolution of nervous system. A comprehensive reference*. Vol. 4. Primates. New York: Academic Press. p 49–155.
- Rilling JK, Insel TR. 1998. Evolution of the cerebellum in primates: differences in relative volume among monkeys, apes and humans. *Brain Behav Evol* 52:308–314.
- Rosas A, Martínez-Maza C, Bastir M, García-Tabernero A, Lalueza-Fox C, Huguet R, Ortiz JE, Julià R, Soler V, de Torres T, Martínez E, Cañaveras JC, Sánchez-Moral S, Cuezva S, Lario J, Santamaría D, de la Rasilla M, Fortea J. 2006. Paleobiology and comparative morphology of a late Neandertal sample from El Sidrón, Asturias, Spain. *Proc Natl Acad Sci U S A* 103:19266–19271.
- Rosas A, Martínez-Maza C, Bastir M, García-Tabernero A, Lalueza-Fox C, Huguet R, Estalrich A, García-Vargas S, de la Rasilla M, Fortea J. 2007. Paleobiological aspects of El Sidrón (Asturias, Spain) Neandertals. *Am J Phys Anthropol* (in press).
- Rouvière H, Delmas A. 2005. *Anatomía Humana*. Tomo 1. Cabeza y cuello. 11th ed. Barcelona: Masson.
- Schwartz JH, Tattersall I. 2002. *The human fossil record*. Vol. I. 1st ed. New York: Wiley-Liss.
- Schwartz JH, Tattersall I. 2003. *The human fossil record*. Vol. II. 1st ed. New York: Wiley-Liss.
- Singh M, Nagashima M, Inoue Y. 2004. Anatomical variations of occipital bone impressions for dural venous sinuses around the torcular Herophili, with special reference to the consideration of clinical significance. *Surg Radiol Anat* 26:480–487.
- Spoor F, Hublin JJ, Braun M, Zonneveld F. 2003. The bony labyrinth of Neandertals. *J Hum Evol* 44:141–165.
- Testut L. 1911. *Traité d'anatomie Humaine*. Tome premier. Ostéologie-Arthrologie-Myologie. 6th ed. Paris: Octave-Doin et fils.
- Testut L. 1921. *Traité d'anatomie Humaine*. Tome deuxième. Angéiologie-Système nerveux central. 7th ed. Paris: Gaston-Doin.
- Testut L, Laterjet A. 1979. *Tratado de Anatomía Humana*. 9th ed. Barcelona: Salvat.
- Toga AW, Thompson PM. 2003. Mapping brain asymmetry. *Nat Rev Neurosci* 4:37–48.
- Trinkaus E, LeMay M. 1982. Occipital bunning among later Pleistocene hominids. *Am J Phys Anthropol* 57:27–35.
- Weaver A. 2005. Reciprocal evolution of the cerebellum and neocortex in fossil humans. *Proc Natl Acad Sci U S A* 102:3576–3580.

# Paleoneurology of Two New Neandertal Occipitals from El Sidrón (Asturias, Spain) in the Context of *Homo* Endocranial Evolution

ANGEL PEÑA-MELIÁN,<sup>1</sup> ANTONIO ROSAS,<sup>2\*</sup> ANTONIO GARCÍA-TABERNERO,<sup>2</sup>  
MARKUS BASTIR,<sup>2</sup> AND MARCO DE LA RASILLA<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Departamento de Anatomía y Embriología Humana I. Facultad de Medicina, Universidad Complutense de Madrid, 28040 Madrid, Spain

<sup>2</sup>Departamento de Paleobiología, Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC), Calle José Gutiérrez Abascal 2, 28006 Madrid, Spain

<sup>3</sup>Departamento de Historia, Universidad de Oviedo, Calle Teniente Alfonso Martínez s/n, 33011 Oviedo, Spain

---

---

## ABSTRACT

The endocranial surface description and comparative analyses of two new neandertal occipital fragments (labelled SD-1149 and SD-370a) from the El Sidrón site (Asturias, Spain) reveal new aspects of neandertal brain morphological asymmetries. The dural sinus drainage pattern, as observed on the sagittal-transverse system, as well as the cerebral occipito-petalias, point out a slightly differential configuration of the neandertal brain when compared to other *Homo* species, especially *H. sapiens*. The neandertal dural sinus drainage pattern is organized in a more asymmetric mode, in such a way that the superior sagittal sinus (SSS) drains either to the right or to the left transverse sinuses, but in no case in a confluent mode (i.e. simultaneous continuation of SSS with both right (RTS) and left (LTS) transverse sinuses). Besides, the superior sagittal sinus shows an accentuated deviation from of the mid-sagittal plane in its way to the RTS in 35% of neandertals. This condition, which increases the asymmetry of the system, is almost nonexistent neither in the analyzed *Homo* fossil species sample nor in that of anatomically modern humans. Regarding the cerebral occipito-petalias, neandertals manifest one of the lowest percentages of left petalia of the *Homo* sample (including modern *H. sapiens*). As left occipito-petalia is the predominant pattern in hominins, it seems as if neandertals would have developed a different pattern of brain hemispheres asymmetry. Finally, the relief and position of the the cerebral sulci and gyri impressions observed in the El Sidrón occipital specimens look similar to those observed in modern *H. sapiens*. Anat Rec, 294:1370–1381, 2011. © 2011 Wiley-Liss, Inc.

**Key words:** paleoneurology; neandertal; brain evolution; dural venous sinuses; occipito-petalias; brain asymmetry

---

---

Grant sponsor: Ministerio de Ciencia e Innovación of Spain; Grant number: CGL2009-09013; Grant sponsor: Convenio Consejería de Cultura-Universidad de Oviedo; Grant number: CN-09-084.

\*Correspondence to: Antonio Rosas, Department of Paleobiology, Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC), C/ José

Gutiérrez Abascal 2, 28006 Madrid, Spain. Fax +34 91564 50 78. E-mail: arosas@mncn.csic.es

Received 20 September 2010; Accepted 21 April 2011

DOI 10.1002/ar.21427

Published online 28 June 2011 in Wiley Online Library (wileyonlinelibrary.com).



## INTRODUCTION

The endocranial surface of the hominin occipital bone is a significant source of information in paleoneurology because its prints reflect the morphology of neurological structures. Among these are the cerebrum, the cerebellum, the brain venous drainage, the meninges attachments, especially the dura mater (by means of the falx cerebri, falx cerebelli, and tentorium cerebelli attachment crests), hemispheres asymmetries, relevant details of the occipital lobes surface, such as the lunate sulcus and different gyri (Gray, 1995; Pretto-Flores, 2002; Allen et al., 2006).

In the frame of hominin brain evolution, the interest in the study of neandertals paleoneurology is clear. Their singular cerebral morphology, the fact that they are one of the largest-brained hominids, and the circumstance they are our species closest relatives (i.e., we share a common ancestor), make neandertal paleoneurology one important source of knowledge in human brain evolution (Bruner, 2003).

The aim of this article is the detailed study and the description of the endocranial surface of two new occipital fragments (SD-1149 and SD-370a) from the El Sidrón site (Rosas et al., 2006), and the comparison with the formerly described SD-1219 (Rosas et al., 2008). Although the specimens are incomplete (see Bastir et al., 2010 for a description of the exocranial surface), by means of the inspection of the bony prints and the comparison with a large fossil *Homo* and modern and fossil *H. sapiens* samples, paleoneurological aspects of the neandertals can be deduced, especially those related to the drainage sinus system pattern, the petalias of the cerebral occipital lobes and sulci and brain surface areas.

## MATERIAL AND METHODS

The El Sidrón karstic site is being systematically excavated since 2000. Up to now, it has yielded more than 1,900 human remains, clearly recognized as belonging to *H. neanderthalensis* (Rosas and Aguirre, 1999; Fortea et al., 2003; Rosas et al., 2006, 2011). Recent  $^{14}\text{C}$  dating places the fossil assemblage around 49 ka (de Torres et al., 2010). At the moment, a minimum number of 12 individuals have been identified (Rosas et al., 2011; Lalueza-Fox et al., 2011).

The descriptive anatomy of the endocranial surface of the occipital fragments SD-1149 and SD-370a has been directly observed on the original fossils. Anatomical terminology is used after Rosas et al., (2008). The terminology and location of the sulcus of the occipital region have been taken from modern humans revisions of Iaria and Petrides (2007), and Iaria et al., (2008). de Sousa et al., (2010) has been followed for the description of the lunate sulcus.

For comparative purposes, two large databases have been created: one with nonmodern Pleistocene *Homo* specimens (Table 1) and another one with *H. sapiens* specimens, including 65 moderns and 11 fossils: (Mladec 1, Skhul V, Singa, Brno III, Dolni Vestonice II, Predmostí 3, 4, 9, and 10, Jebel Irhoud 1, Combe-Capelle 1). In the first case, the sample consists of scientific quality casts and virtual specimens, coming from CT data (Virtual Anthropology Collection, MNCN-CSIC-) and also from STL models (NESPOS, www.nespos.org). When


































necessary, literature has complemented and supported the observed data (Grimaud-Hervé, 1997; Broadfield et al., 2001; Holloway et al., 2004; Wu et al., 2006; Bruner and Manzi, 2008). *H. sapiens* data come from 64 dry skulls (Oloriz Collection, Department of Human Anatomy and Embryology I, UCM, Spain, [http://www.ucm.es/info/museoana/Colecciones/Craneos/index\\_english.htm](http://www.ucm.es/info/museoana/Colecciones/Craneos/index_english.htm)) as well as virtual specimens and literature (Grimaud-Hervé, 1997; Holloway et al., 2004). All the specimens have been visually inspected to record the bony relieves of the sinus drainage system as well as the petalial pattern in the inner surface of the occipital bone. The same method has been used in the case of the location and identification of the cerebral sulci and gyri impressions.

## Anatomical Precisions on the Dural Sinuses

The position and trajectory of some dura mater sinuses are highlighted by different bony relieves (mainly crests and grooves) present in the inner surface of the occipital bone. These sinuses are the superior sagittal sinus (SSS), both right (RTS) and left (LTS) transverse sinuses, the occipital sinus, the marginal sinuses and to some extent, the straight sinus through the confluence of the sinuses or torcular Herophili. The variability in the pattern and relationship among the dural sinuses in *H. sapiens*, especially around the internal occipital protuberance (IOP), has been profusely studied since 19th century (Dumont, 1894). These studies, however, have been carried out with diverse populations and using different protocols, which make the standardization of the results difficult (Knott, 1881; Okudera et al., 1994; Kobayashi et al., 2006). Sorting of the impressions left by the sinuses has been assessed by distinct methodologies (Dumont, 1894; Le Double, 1903; Mannu, 1907; Testut, 1911, 1921; Edwards, 1931; Woodhall and Seeds, 1936; Browning, 1953; Browder and Kaplan, 1976; Dora and Zileli, 1980; Capra and Anderson, 1984; Bisaria, 1985; Durgun et al., 1993; Singh et al., 2004; Widjaja and Griffiths, 2004; Das et al., 2008), including (1) direct observation on the bone surface, (2) studying the sinuses in corpses, and (3) currently through *in vivo* magnetic resonance venographies. When dealing with fossil specimens, it is difficult to strictly follow one of these classifications of the sinus drainage pattern due to the fragmentary state of fossil skulls, as well as the fact that the cranial blood drainage has been described and classified following different standards. Even so, one of the most common classifications divides the sinuses into symmetric and asymmetric (i.e., Delmas and Chifflet, 1950). Also it is well known that most of the cases are right dominant, as testifies the larger diameter and flow of the right transverse and sigmoid sinuses and the internal jugular vein, compared with the left side ones (Testut, 1921; Beards et al., 1998).



















In this study, the classification proposed by Singh et al., (2004) has been followed, but slightly modified. Three main types of drainage patterns have been considered. (1) Confluent type: when a clear continuation of the SSS groove with both RTS and LTS grooves can be appreciated. The SSS drains somehow into both transverse sinuses, but with different degree of flow toward the right or the left sinuses (bifurcation and confluence types have been grouped into the single type confluent). (2) Right dominant type: there is a continuation between

**TABLE 1. Comparative sample of nonmodern Pleistocene *Homo* specimens, with the observed dural venous sinus drainage and petalial patterns**


Specimen	Species	Occipito-Petalia	Sinus pattern	Sinuses dominance	Sort of data
SD-1219	<i>H. neanderthalensis</i>	L		R	Original
SD-1149	<i>H. neanderthalensis</i>	R		R	Original
SD-370a	<i>H. neanderthalensis</i>	?		R	Original
La Ferrassie-1	<i>H. neanderthalensis</i>	L		R	Virtual & Literature <sup>1</sup>
La Chapelle-1	<i>H. neanderthalensis</i>	R		R	Virtual & Literature <sup>1</sup>
Gibraltar-1	<i>H. neanderthalensis</i>	L		R	Virtual & Literature <sup>1</sup>
Biache-1	<i>H. neanderthalensis</i>	?		R	Cast
La Chaise S9	<i>H. neanderthalensis</i>	L		R	Cast
La Chaise BD6	<i>H. neanderthalensis</i>	L		R	Virtual & Cast
Guattari-1	<i>H. neanderthalensis</i>	L		R	Virtual & Literature <sup>1</sup>
Salzgitter-1	<i>H. neanderthalensis</i>	R		L	Virtual
Le Moustier-1	<i>H. neanderthalensis</i>	R		R	Virtual & Literature <sup>2</sup>
Tabūn-I (C1)	<i>H. neanderthalensis</i>	L		R	Virtual
Spy-I	<i>H. neanderthalensis</i>	L		L	Virtual & Literature <sup>1</sup>
Spy-II	<i>H. neanderthalensis</i>	L		R	Virtual & Literature <sup>1</sup>
Amud 1	<i>H. neanderthalensis</i>	L		L	Virtual & Literature <sup>1</sup>
Saccopastore 1	<i>H. neanderthalensis</i>	L		R	Literature <sup>3</sup>
Ehringsdorf 9	<i>H. neanderthalensis</i>	L		R	Virtual & Literature <sup>2</sup>
Teshik-Tash	<i>H. neanderthalensis</i>	L		R	Literature <sup>2</sup>
Feldhofer 1	<i>H. neanderthalensis</i>	L		R	Literature <sup>2</sup>
Kabwe	<i>H. rhodesiensis</i>	?		R	Virtual & Literature <sup>1</sup>
Ndutu	<i>H. rhodesiensis</i>	L		C	Virtual
Reilingen	<i>H. heidelbergensis</i>	L		R	Virtual & Literature <sup>1</sup>
Swanscombe	<i>H. heidelbergensis</i>	L		L	Virtual & Literature <sup>1</sup>
Steinheim	<i>H. heidelbergensis</i>	L		C	Virtual
Vértesszöllös 2	<i>H. heidelbergensis</i>	L		R	Cast
Hexian	<i>H. erectus</i>	R		C	Literature <sup>4</sup>
Sangiran 2	<i>H. erectus</i>	R		L	Virtual & Literature <sup>1,2</sup>
Sangiran 4	<i>H. erectus</i>	L		R	Virtual & Literature <sup>1</sup>
Sangiran 10	<i>H. erectus</i>	L		R	Literature <sup>1,2</sup>
Sangiran 12	<i>H. erectus</i>	L		R	Cast & Literature <sup>1,2</sup>
Sangiran 17	<i>H. erectus</i>	L		R	Literature <sup>1,2</sup>
Nanjing 1	<i>H. erectus</i>	?		C	Cast





**TABLE 1. Comparative sample of nonmodern Pleistocene *Homo* specimens, with the observed dural venous sinus drainage and petalial patterns (Continued)**


Specimen	Species	Occipito-Petalia	Sinus pattern	Sinuses dominance	Sort of data
ZKD Skull III, E	<i>H. erectus</i>	L		R	Cast & Literature <sup>1,2</sup>
ZKD Skull I, L	<i>H. erectus</i>	L		R	Literature <sup>1,2</sup>
ZKD Skull III, L	<i>H. erectus</i>	L		R	Literature <sup>1,2</sup>
ZKD Skull XI, L	<i>H. erectus</i>	R		R	Literature <sup>2</sup>
Ngandong 1	<i>H. erectus</i>	L		R	Literature <sup>1,2</sup>
Ngandong 6	<i>H. erectus</i>	L		R	Literature <sup>1,2</sup>
Ngandong 7	<i>H. erectus</i>	L		C	Literature <sup>1,2</sup>
Trinil 2	<i>H. erectus</i>	L		R	Literature <sup>1,2</sup>
Sambungmacan 3	<i>H. erectus</i>	L		L	Virtual & Literature <sup>6</sup>
Salé	<i>Homo sp.</i>	L		C	Literature <sup>1</sup>
KNM-ER 1500	<i>H. ergaster</i>	L		C	Virtual
KNM-ER 3733	<i>H. ergaster</i>	L		C	Virtual & Literature <sup>1</sup>
OH-9	<i>H. ergaster</i>	L		L	Virtual
KNM-ER 1470	<i>H. rudolfensis</i>	L		R	Virtual & Literature <sup>1</sup>
KNM-ER 1805	<i>H. habilis</i>	L		R	Literature <sup>1</sup>
KNM-ER 1813	<i>H. habilis</i>	R		R	Virtual & Literature <sup>1</sup>
OH 13	<i>H. habilis</i>	L		R	Literature <sup>1</sup>
OH 24	<i>H. habilis</i>	L		R	Literature <sup>1</sup>


SSS: superior sagittal sinus; RTS: right transverse sinus; LTS: left transverse sinus; R: right; L: left; C: confluent. Literature: 1. Holloway et al. (2004); 2. Grimaud-Hervé (1997); 3. Bruner and Manzi (2008); 4. Wu et al. (2006); 5. Broadfield et al. (2001).


 SSS continues by RTS. LTS also present but with no appreciable connection with SSS. Right dominant.


 SSS continues by LTS. RTS also present but with no appreciable connection with SSS. Left dominant.


 SSS continues by RTS. LTS not marked. Right dominant.

 SSS continues by LTS. RTS not marked. Left dominant.

 SSS continues by both RTS and LTS. Confluent.

 Not clear, uncertain.

 Absent part.

 SSS continues by RTS which deviates from the sagittal crest of attachment of falx cerebri. LTS also marked but with no appreciable connection with SSS. Right dominant.

the SSS and the RTS grooves. The SSS groove does not at all connect with the LTS groove. Thus, SSS drains only into the RTS. (3) Left dominant type: there is a continuation between the SSS and the LTS grooves, with no appreciable connection with the RTS groove. In this

case, the flow from the SSS is exclusively to the LTS. Variations within these main types and the symbols used are explained in Table 1.

Anastomoses have not been considered in this study. Although they imply a small flow among the sinuses

around the torcular Herophili, usually they do not affect the predominant direction of the main flows. Besides, anastomoses do not leave impressions in the surface of the occipital bone.

Another variable contemplated in this work is the position of the SSS with respect to the mid-sagittal plane of the occipital bone: the SSS can run directly over the mid-line, or immediately on its right, but also this sinus could be located more distant to the mid-line. Moreover, the RTS could be located horizontally between the cerebral and cerebellar fossae, or more or less obliquely, or even can diverge more cranially.

## RESULTS

### SD-1149

El Sidrón SD-1149 is a fragment of occipital bone consisting of the cranial half of the squama. The right lambdoid suture is clearly visible, almost completely until the occipital torus (Fig. 1:1). This suture is absent on the left side because the most lateral half of the squama is not preserved.

### Endocranial Surface

SD-1149 has a complete right cerebral fossa and only half of the left fossa. On the inner surface, a sagittal crest with two differentiated segments can also be observed: a caudal one of about 17.2 mm and a very sharp edge (Fig. 1:2), and a cranial one of about 20.5 mm, smooth edge (Fig. 1:3) and slopes of equal inclination. The caudal portion of the sagittal crest is bifurcated into an inverted Y-shape (Fig. 1:4), cranially to the IOP, which is partially preserved in this specimen. This caudal part has two slopes of unequal inclination and flat surfaces, being the right one more inclined and deeper (Fig. 1:6) than the left one, which is smoother (Fig. 1:7) and similar to the slopes of the cranial segment.

### Right Cerebral Fossa

This fossa is totally preserved. It shows a series of mammillary eminences and digitiform impressions (Fig. 1:7), which match the sulci and gyri of the occipital lobe. The deepest area in this fossa, which reflects the position of the right occipital pole (Fig. 1:8), is located 20 mm from the sagittal crest.

The groove for the SSS can be observed cranially and to the right of the sagittal crest (Fig. 1:9), with a width of 5.5 mm in its middle third. This groove is delimited by two smooth crests (Fig. 1:10). The left one runs caudally and parallel to the sagittal crest tending to join it in its caudal portion (sharp ridge). Similarly, the right crest runs also almost parallel to the sagittal crest. Thus, the SSS groove descends following the sagittal crest, and when it approaches the inverted Y-shape bifurcation of the sagittal crest, its trajectory slightly changes. This trajectory deviates from the mid-sagittal plane (Fig. 1:11), originating the RTS groove, which merely preserves its cranial portion, that is, the superior ridge of the groove (Fig. 1:12). In this area, where the SSS changes to the RTS, the groove is wider (10 mm) and deeper. The RTS groove draws the caudal limit of

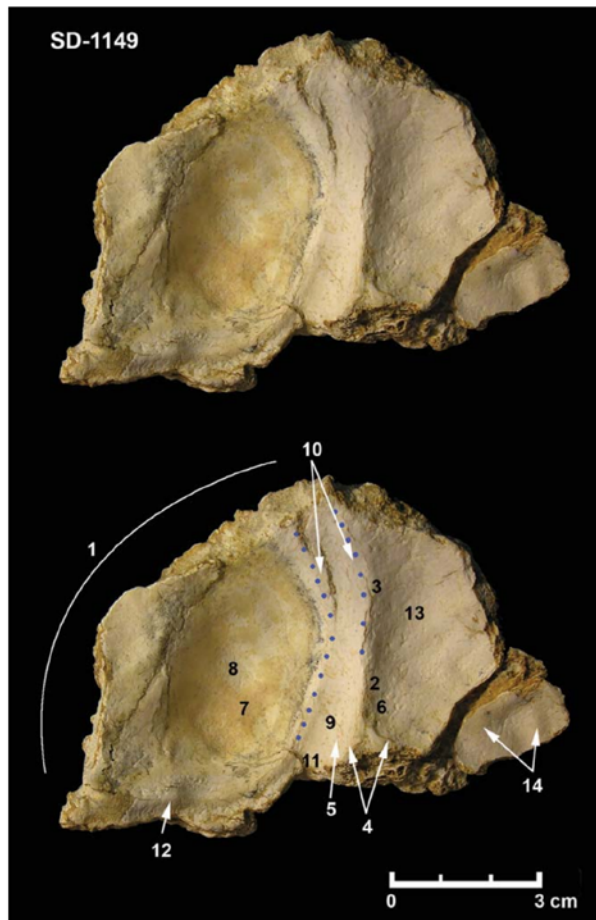


Fig. 1. El Sidrón occipital SD-1149. Endocranial view showing some anatomical traits. (1) Lambdoid suture, (2) Caudal portion of the sagittal crest, (3) Cranial portion of the sagittal crest, (4) Inverted Y-shape bifurcation of the sagittal crest, located immediately above the IOP, (5) Right slope of the sagittal crest, (6) Left slope of the sagittal crest, (7) Mammillary and digitiform impressions, (8) Deepest area of the right cerebral fossa, (9) Caudal portion of the superior sagittal sinus groove, (10) Right and left slopes of the superior sagittal sinus. The dotted line shows its path, (11) Area where the superior sagittal sinus change its trajectory forming the right transverse sinus, (12) Superior crest of the right transverse sinus groove, (13) Deepest area of the left cerebral fossa, and (14) Mammillary eminences in the left cerebral fossa.

the right cerebral fossa, running almost horizontally until its lateral margin.

### Left Cerebral Fossa

Only two-thirds of the medial part of this fossa are preserved, divided into two main portions by a fracture of approximately 2.5 mm: the biggest one, 4/5 of the mentioned surface, and another one smaller, caudolaterally located and somehow displaced in posterior direction. The LTS groove is not preserved.

This fossa is clearly less deep than the right cerebral fossa (Figs. 1:13, 2); its deepest point is placed close to the mid-line, about 10 mm, and seems to be situated



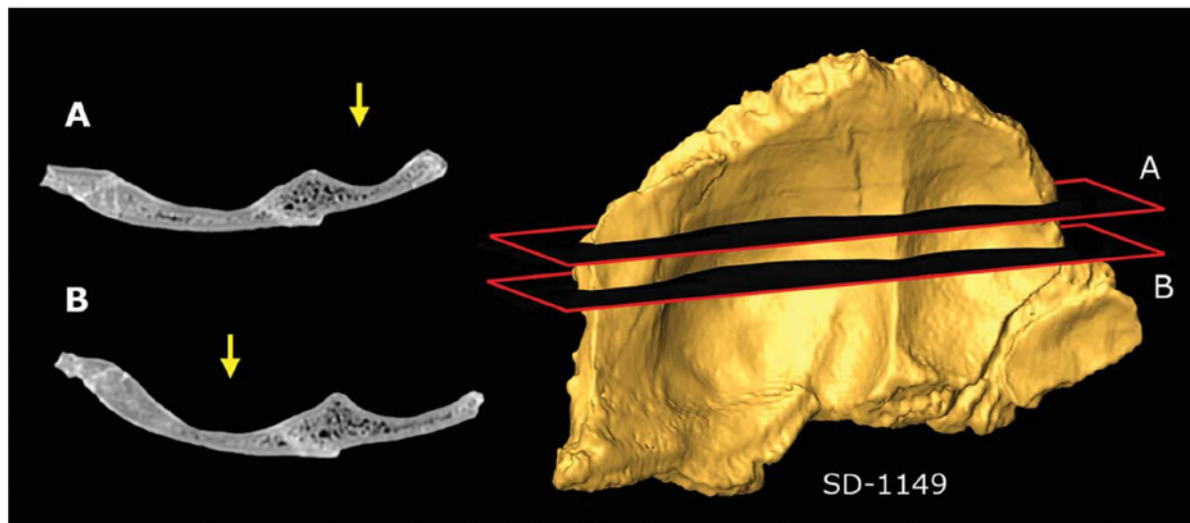


Fig. 2. LEFT: axial CT cuts of the El Sidrón occipital SD-1149 showing the deepest area of the left cerebral occipital fossa (A, arrow), and the right cerebral occipital fossa (B, arrow). RIGHT: endocranial view of the virtual specimen with the cut planes. Note that they are not localized at the same level: the left fossa (A) has its deepest area situated more cranially than the right one (B).

more cranially. It is noticeable the presence of some mammillary eminences and digitiform impressions (Fig. 1:14). In the left cerebral fossa, two parallel mammillary impressions are observable, located in the area around the occipital pole. The most cranial (superior) impression could correspond to a fragment of the lateral occipital sulcus, which could be confused with a portion of the lunate sulcus. The most caudal (inferior) impression corresponds to the inferior occipital sulcus. In the right cerebral fossa a series of mammillary impressions can be seen, more clearly perceptible in the virtual endocast. In the lateral surface corresponding to the occipital lobe, some sulci can be recognized: a branch of the transversal occipital sulcus, the lateral occipital sulcus, and the inferior occipital sulcus. Finally, some impressions of the calcarine sulcus can be appreciated in the medial surface.

#### SD-370a

The El Sidrón SD-370a specimen is a right fragment of occipital bone, comprising the cranial part of the squama, preserving most of the right cerebral fossa and part of the lambdoid suture, and cranially located in the fossil (Fig. 3:1).

#### Endocranial Surface

The sagittal crest and neighbouring areas appear markedly cracked (Fig. 3:2), and they are also slightly shifted forward. The sagittal crest appears between its first and second cranial thirds. Then, it follows a caudal trajectory and finally bifurcates into an inverted Y-shape (Fig. 3:3), leaving an irregular region between the branches, taphonomically altered, as part of the IOP (Fig. 3:4), which is not totally preserved.

The sagittal crest has two slopes (Fig. 3:5a and b); the right one with a greater inclination and depth than the left one, which seems to be located in a plane more ven-

trally than the right slope. The SSS groove is situated on this right slope (Fig. 3:6), and it is delimited by two crests: the right one, smooth, and the left one, sharper, which is in fact the sagittal crest. This crest deviates to the right side in its caudal portion (Fig. 3:7), giving rise to a left crest, slightly smoother than the sagittal crest. This sagittal crest turns to a more oblique disposition, somewhat laterocaudally inclined, when reaching the IOP area, 6 mm away from the mid-plane, forming this way the RTS groove (Fig. 3:8). Caudal to this groove, a small portion of the right cerebellar fossa can be observed (Fig. 3:9).

The right the cerebral fossae is short and narrow, showing a certain kind of regularity in the disposition of the mammillary impressions (Fig. 3:10), converging to the more inclined area of the fossa (Fig. 3:11), probably corresponding to the occipital convergent sulci. The left cerebral fossa is poorly preserved, with no appreciable presence of sulci and gyri (Fig. 3:12).

#### Comparative Analysis of the El Sidrón Sample

**Dural drainage pattern.** The dural venous sinuses of the El Sidrón occipitals (SD-1149, SD-370a, and SD-1219) show an asymmetric right pattern (right dominant type). There is a clear preponderance of this pattern among neandertals, with just three out of 20 cases of left dominance (Table 1). The absence of the confluent type is noticeable. Similarly, other hominin species show mainly right dominance pattern ( $\approx 61\%$ ), although there are some cases of confluence ( $\approx 26\%$ ), and left dominance ( $\approx 13\%$ ) (Table 1). Concerning *H. sapiens*, a reduced percentage of left and right dominants ( $\approx 12$  and  $52\%$  respectively) and an increment of confluent types can be observed ( $\approx 36\%$ ) (Table 2).

Another outstanding trait observed in some cases is the progressive deviation of the SSS from the internal

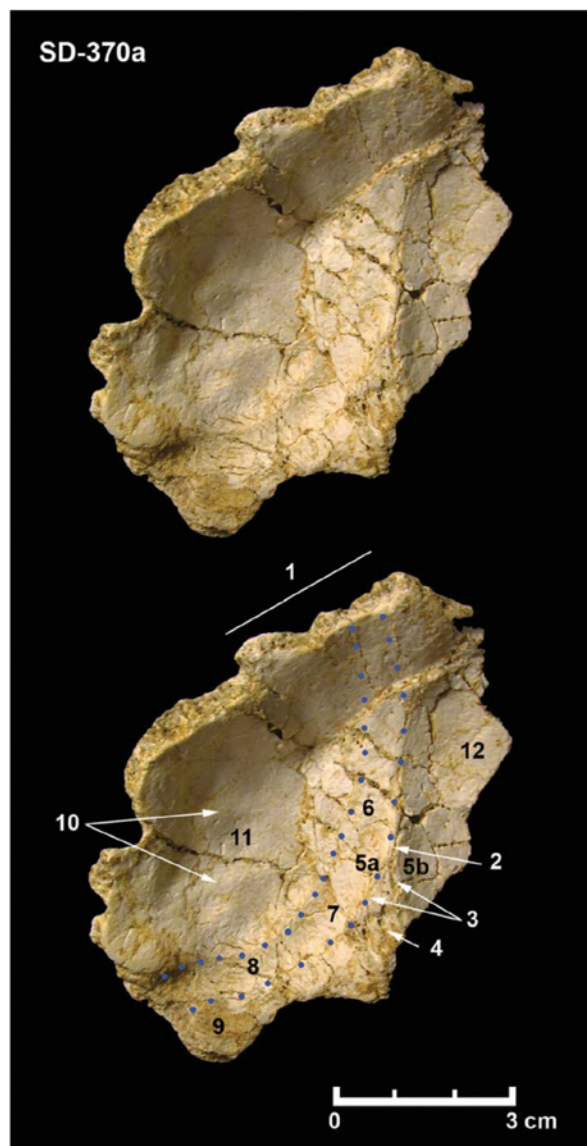


Fig. 3. Endocranial view of El Sidrón occipital SD-370a with some anatomical traits described. (1) Area where the lambdoid suture is preserved, (2) Sagittal crest, (3) Inverted Y-shaped bifurcation of the sagittal crest, (4) Area taphonomically altered in the IOP, (5) Right (5a) and left (5b) slopes of the sagittal crest, (6) Superior sagittal sinus groove, (7) Area where the change of trajectory of the superior sagittal sinus to the right originates the right transverse sinus, (8) Right transverse sinus groove, (9) Cranial part of the right cerebellar fossa, (10) Mammillary impressions, (11) Deepest area of the right cerebral fossa, (12) Preserved part of the left cerebral fossa.

occipital crest in its caudal route, hence the origin of the RTS is at some distance from the IOP. In specimens SD-370a and SD-1149, the SSS trajectory and its transition to RTS are adjacent to the internal occipital crest (Fig. 4). By contrast, SD-1219 presents a significant deviation of the SSS-RTS grooves from the internal occipital crest.

TABLE 2. *Homo sapiens* sample ( $n = 75$ ), showing the percentages of the three main dura mater sinus drainage patterns

Specimens	<i>n</i>	Right dominant	Confluent	Left dominant
Modern	65	31	25	9
Fossils	10	8	2	0
Total	75	52%	36%	12%

The sample consists of modern and archaic *H. sapiens* specimens.

This singularity, already observed by Kimbel (1984) in the Feldhofer specimen, is relatively frequent in neandertals (seven out of 20 cases, 35%, Table 1), whereas it is rare in the rest of the fossil *Homo* sample. Sporadically it appears in few cases, such as *H. habilis* (KNM-ER1805), *H. heidelbergensis* (Reilingen), *H. rhodesiensis* (Kabwe) (Table 1), and archaic *H. sapiens* (Predmostí 4 and 9). It is worth indicating that this deviation is present only in right dominants. No left dominants with the SSS-LTS strongly deviated from the midline have been recorded in the *Homo* samples studied, including neandertals and *H. sapiens*.

Besides, the position of the transverse sinus between the two occipital fossae (cerebral and cerebellar) is another noticeable aspect to take into account. It can be observed that the RTS groove runs strictly horizontally between the two mentioned fossae in SD-1149. On the contrary, the RTS enters the cerebellar fossa in SD-370a and SD-1219, especially evident in the latter specimen (Fig. 4).

**Petalial pattern.** SD-1149 presents a right occipito-petalia, and due to an insufficient preservation it is not possible to observe any pattern in SD-370a. In addition, specimen SD-1219 shows a clear left occipito-petalia (Rosas et al., 2008).

The presence of left occipito-petalia is the most frequent case in all of the *Homo* samples evaluated, varying the percentages depending on the species. Thus this pattern has been found in 84% among *H. sapiens*, 78% in neandertals (Fig. 5), and 87% in other hominin species, excluding neandertals.

**Mammillary eminences and digitiform impressions.** Both the specimens SD-1149 and SD-370a show in the cerebral fossae some ridges (mammillary eminences) that would correspond to the impressions left by the occipital gyri. Moreover, negative relieves produced by the occipital sulci (digitiform impressions) can be appreciated. In SD-1149, which presents a bigger preserved surface of the right occipital fossa than SD-370a, a virtual 3D endocast has helped in the study and description of those impressions. The endocast reproduces the posterior part of the right occipital lobe, showing a more horizontal disposition compared to the occipital lobe of modern humans, as well as a more protuberant projection of the occipital pole. Regarding the marks seen in the lateral face and the medial part of the endocast, in the first one the presence of three transversal and parallel grooves can be observed; the superior one, probably originated by the transverse occipital sulcus, and the two inferior ones by the lateral or inferior occipital sulcus. Concerning the aforementioned medial part of the



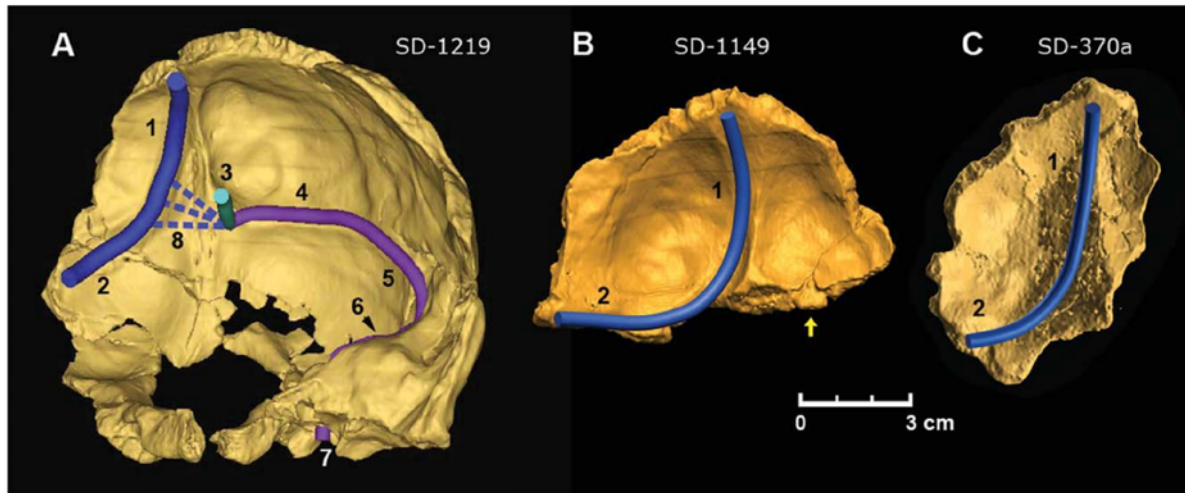


Fig. 4. Anterior view of three occipitals from El Sidrón site where the dural venous sinuses have been virtually reconstructed. A: specimen SD-1219, B: specimen SD-1149, with the fragmented part of the left fossa repositioned (arrow), and C: specimen SD-370a. 1- superior sagittal sinus; 2- right transverse sinus; 3- hypothetical straight sinus; 4- left transverse sinus; 5- left sigmoid sinus; 6- superior petrosal sinus; 7- internal jugular vein; 8- hypothetical communication between

right and left venous systems. Interestingly although all of them have a right drainage pattern (superior sagittal sinus continues with right transverse sinus), there are slight differences: the transverse sinus of SD-1149 (B) flows more horizontally than in SD-1219 (A) and SD-1149 (C); these ones show a more caudal trajectory and the transition area between sagittal and transverse sinuses describes a wider bend.

endocranial, in its most posterior part, two grooves can be observed, which converge directly above and below the occipital pole, which could be the posterior extension of the calcarine sulcus. It was not possible to note the presence of the lunette sulcus because either it is hidden or out of the preserved fragment.

## DISCUSSION

In this work, three occipital bones from El Sidrón site are studied. Two of them (SD-1149 y SD-370a) are described in detail in this article, and the other one (SD-1219) has been previously published in Rosas et al., (2008).

The dura mater sinuses of the three specimens show an asymmetric pattern characterized by a clear right dominance; besides the LTS appears separated to the left from the IOP. Therefore, the SSS continues with the RTS, and, based on the variability of the sinuses described in the literature, the straight sinus would continue with the LTS. The right dominance observed in these specimens fits with the percentages of the neandertal sample ( $n = 20$ ; 85%). However, the remaining 15% is left dominant, and there is no case of venous confluence.

These percentages of dural sinuses right/left asymmetries are different in the *Homo* fossil and *H. sapiens* samples. In *Homo* fossil, the presence of right dominants is of about 61%, left dominance in 13% of the specimens and 26% are confluent. In *H. sapiens*, 52% are right dominants, 12% of left dominance, and 36% of confluence. It can be noted that in the hypothetical lineage leading to modern *H. sapiens*, there seem to be a trend toward an increasing of the confluent type, mainly at the expense of left dominants, whereas right dominance

is still prevalent, but less than in the neandertal sample (Table 1 and Fig. 5).

## Ontogenetic Determinants of Dural Sinuses Asymmetry

The asymmetry of the dura mater sinuses, and specially the supremacy of right dominance, has been a widely studied topic both in prenatal and postnatal stages. However, the ontogenetic mechanisms that lead to this variation are far from been understood, although some hypotheses have been formulated since the late 19th century. Le Double (1903) considers right dominance as a local consequence of the venous system development at organism level. At early embryonic stages, the blood flow in the left side of the heart becomes deviated to the right auricle; hence similar mechanisms would act in the cephalic region. According to Streeter (1918), the deviation of the blood flow to the right begins early in the development (embryos at 13.8 mm stage, six gestational stage), when the venous plexus located between the two telencephalic vesicles (sagittal plexus), resolved in more developed ducts oriented to the right. That is, whereas there is still a venous plexus to the left of the tentorial region, ducts of bigger calibre are already developed in the right side, with disappearance of a great part of the plexus. This asymmetry is more apparent in 20-mm stage embryos (8 weeks old), whereas in 54-mm stage embryos (10 weeks old), the configuration of the asymmetry is by then quite similar to the adult stage.

However, Padgett (1956) concludes that right predominance is the result of a more advanced restructuring in the development, going through a previous stage where the blood flow deviates to the right, even when the flow

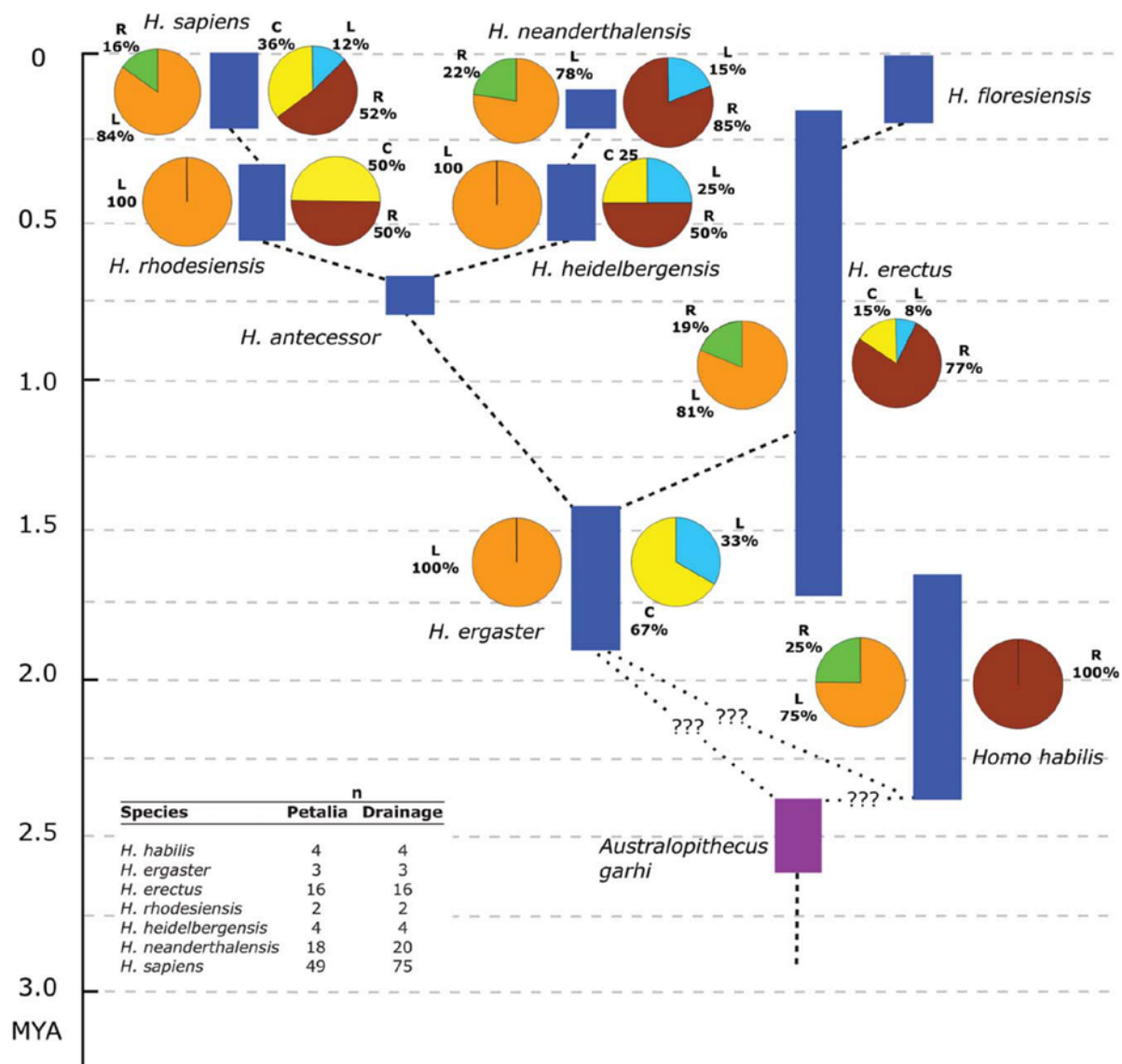


Fig. 5. A potential phylogenetic tree of *Homo*. For each analyzed species circular diagrams are shown with percentages: left (L) or right (R) occipito-petalias (left-hand side of the species blue bar), and cranial blood sinus drainage pattern (right-hand side of the species blue bar; in this case L means left dominant, R right dominant and C confluent).

comes from the straight sinus. This phase coincides with the elongation of the anterior cardinal veins at a time the heart passes into the thoracic cavity. During this time, and due to the development of the head, the anterior cardinal veins increase their diameter (Padget, 1956; Gray, 1995). Initially, the cardiovascular system is symmetric, but between the fourth and the eighth week of development, a number of factors deviate the blood flow from the left to the right side. First, blood flow deviation occurs because of the displacement to the right of the venous sinus left branch as a result of the movement

of the cardiac tube. Second, the blood begins to flow into the right auricle instead of into the common auricle (Moore and Persaud, 2008; Sadler, 2009). Several left-right anastomoses between the anterior and in particular the posterior cardinal veins, reorganize the whole system. In 50 days post-fertilization embryos (18–22 mm stages), the anastomosis that will become the left brachiocephalic vein appears as an attempt to overcome the head venous drainage deviation from left to right (Padget, 1956). A new adjustment occurs later giving rise to the rest of variations in the sinuses,



being - following this author- more likely the confluent type than the right dominant, which was only temporary during the venous reorganization, basically between the fourth and the eighth week.

Nevertheless Alper et al., (2004) in an analysis of transverse sinuses asymmetries carried out with magnetic resonance venographies, concludes that hypoplasias and aplasias occur more frequently in the LTS than in the RTS, thus facilitating the right transverse sinus venous transport. These authors found 20% of aplasias and 39% of hypoplasias in the LTS, against 4% of aplasias and 6% of hypoplasias in the RTS. This may mean that the asymmetry pathological pattern of the venous sinuses is unequal for both sides, hypothetically based on different genetic programs for each one (Loughna and Sato, 2001). Therefore, for some unknown reason right deviation of the blood flow must prevail.

Analyzing the hypothetical evolutionary line from *H. ergaster* to *H. neanderthalensis*, there seems to be an increasing right dominance. Thus, in *H. ergaster* and *H. heidelbergensis* right dominance is less represented (0% and 50% respectively, although these samples are very small, see Fig. 5 for n), than in neandertals (85 %). In addition, a surprising absence of confluence as well as a high proportion of right dominance emerges in classic neandertals. Conversely, *H. sapiens* is characterized by an increase in confluence (36%) at the expense of right and left dominance (52% and 12% respectively) (Fig. 5).

The massively constructed neandertal body, associated to a sprinter-like pattern of muscular movements and a high basal metabolic rate (Churchill, 2006), may demand a higher brain effort for the somatic and visceral control and regulation. A heightened lateralization of the blood flux towards the right side could increment the efficiency in the blood brain refill (e.g., cooling, oxygen, sugar supply, etc.) as connecting directly to heart. Blood displacement from left to right has a long phylogenetic background (e.g., primates), so the extreme right dominance in neandertals may be an extreme exploitation of an historical constraint.

The trajectory of the SSS-RTS at the level of the IOP is another relevant aspect. The beginning of the RTS is located in most of the cases close to the IOP. However, as there are some examples in which the trajectory of the SSS moves away from the mid-sagittal plane, the segment corresponding to the SSS-RTS transition runs to a certain distance from the IOP. Besides, the course followed by the RTS between the cerebral and cerebellar fossae seems interesting to note. So, specimen SD-1149 shows a nearly horizontal trajectory, while in SD-370a it is somehow oblique in caudolateral direction, and very oblique in SD-1219 (Fig. 4). Given that the insertion of the cerebellar tentorium occurs at the boundary between the cerebral and cerebellar fossae, and that the tentorium contains the transverse sinuses, it can be inferred that the peripheral insertion of the cerebellar tentorium varies. Thereby, SD-1149 shows the insertion of the cerebellar tentorium in the strip between the two fossae, while this insertion is asymmetric in SD-1219 and SD-370a (Fig. 4). In this way, the space containing the right cerebellar hemisphere would be smaller than the left one, being the insertion of the tentorium cerebelli in a disposition more caudal than in the left hemisphere. This may correspond to different asymmetries between the cerebral and cerebellar hemispheres.

## Occipital Petalias

SD-1219 and SD-1149 allow inferring noticeable asymmetries, but SD-370a does not preserve information on this. In the genus *Homo* the left occipito-petalia is the most common (Table 1). Figure 5 shows the dominance of left petalias in all the species considered. Note, however, that the small sample size of some species does not allow a clear generalization.

Relative to other species of *Homo*, neandertals show one of the lowest proportions of left occipito-petalias (78%, Fig. 5). These data point to a different distribution of the asymmetries of the cerebral hemispheres in *H. neanderthalensis* compared to other species of *Homo*. The right petalia in neandertals increases at the expense of the left, well illustrated by SD-1149. By comparison, the highest values of left occipital petalia are found in (Asian) *H. erectus* (Fig. 5) (note however the small sample size).

In the case of *H. sapiens*, there is an evident dominance of left occipito-petalia (84%, Fig. 5). These data show that the left occipital pole in neandertals is less frequently projected in posterior direction than in *H. sapiens*, which differs most with *H. erectus*, showing a greater degree of asymmetry for this variable.

## Relationship Between Pattern of Venous Sinuses and Petalias

Most of the cases studied in both *Homo* samples (fossil and modern *H. sapiens*), are right vascular dominant and left occipito-petalia, like specimen SD-1219. These data are consistent with previous studies in modern humans (Toga and Thompson, 2003). As a possible explanation, one might think of a mechanical effect: the projection of the left occipital lobe would displace the SSS-RTS to the right side. But it seems not to be the case since right occipito-petalia and right venous sinuses dominance appear together, as in SD-1149 or Le Moustier-1 (see Table 1). Because there are other combinations (i.e., right petalia-right venous dominant and left petalia-left venous dominant), causes leading to the formation of occipito-petalias might be independent of those involved in the sinuses asymmetry, taking into account the possibility of interactions during development.

It is consequently remarkable that neandertals display a relatively high right vascular asymmetry, together with a decreased frequency of left occipito-petalia, departing from the proportion of the remaining species of *Homo* (Fig. 5).

## Mammillary Eminences and Digitiform Impressions

Mammillary and digitiform impressions can be clearly seen in the El Sidrón specimens (Fig. 4). In SD-370a the lateral occipital sulcus and the inferior occipital sulcus can be seen. The first one could be confused with a posterior prolongation of the lunatic sulcus. However this sulcus is located in a more anterior position and close to the lambdoid suture, as it is shown by the endocast of some neandertals (Amud 1, La Ferrassie 1, Guattari 1, Spy I and Spy II), *H. heidelbergensis/rhodesiensis* (Reilingen and Kabwe), and *H. erectus* (OH12, Sangiran 10 and Trinil) (Holloway et al., 2004).



In SD-1149, the mammillary eminences are more abundant than in SD-370a. So in its left cerebral fossa, some sulci can be recognized: the inferior occipital sulcus and the parieto-occipital sulcus. In the right cerebral fossa by means of a virtual endocast, a branch of the transverse occipital sulcus, lateral occipital sulcus and inferior occipital sulcus, have been identified. In the medial face of the endocast, two sulci are observable which could reflect two branches of the calcarine sulcus. As in SD-370a, it has not been possible to identify the lunate sulcus.

The inferior occipital sulcus observed in both El Sidrón occipitals (SD-370a and SD-1149) is also recognizable in other neandertal endocasts such as La Ferrassie 1, La Quina 9, and Le Moustier 1, and also in some *H. erectus* (Sangiran 2, 10, 12, 17, and Trinil 2) (Grimaud-Hervé, 1997). The transverse occipital sulcus, noticed in SD-1149, has been found only in the Reilingen endocast (Holloway et al, 2004). The rest of the sulci have not been identified in the virtual endocasts of the Table 1 specimens.

The occipital sulci of the El Sidrón specimens appear located in similar areas when compared with *H. sapiens* (Iaria and Petrides, 2007). This could indicate that the system of sulci and gyri of the neandertal occipital lobe presents many similarities with extant humans.

It is also interesting to note in SD-1149 that the occipital pole is more protuberant in posterior direction, and also it is orientated in a more horizontal position compared with modern humans. This seems to be congruent in view of the neandertal skull morphology, more elongated in antero-posterior direction than in other hominids, as can be seen when compared with other hominin species.

## CONCLUSIONS

The dural venous drainage pattern of the neandertals appears more asymmetric than in other hominin species. This asymmetry is expressed in a qualitative and quantitative way. On the one hand, among neandertals there are only cases of either right or left dominance, being absent the confluent pattern (which is present in other hominin species). On the other hand, almost half of the cases of right dominance present the trajectory of the SSS clearly separated from the mid-sagittal plane. This marked deviation from the midline is scarcely represented in the other *Homo* species. In short, the singularity of the neandertal dural sinus drainage system is based on: (1) the absence of confluent pattern, (2) the largest percentage of right dominants, and (3) a greater deviation in some cases of the sagittal sinus from the mid-line. Putting these data in context, the asymmetry pattern observed in adults may be informative about early ontogenetic morphogenesis.

Right dominance in the venous drainage and left occipito-petalia is the most common combination in fossil *Homo* and anatomically modern *H. sapiens*. In contrast, a lower prevalence of the left occipito-petalia has been found in neandertals. The presence of asymmetries in the venous drainage and the petalial patterns seems to be the result of independent or very distantly related causes.

Finally, the morphology and distribution of the occipital lobe sulci and gyri appear to be similar in neandertals and modern *H. sapiens*.

## ACKNOWLEDGEMENTS

We specially appreciate the work of the entire El Sidrón excavation team. We are grateful to Dominique Grimaud-Hervé and an anonymous referee for their useful suggestions. We thank P. Mennecier and A. Froment (Muséum National D'Histoire Naturelle Paris), R. Ziegler (Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart), C. Stringer and R. Krusynski (Natural History Museum, London), F. Spoor (University College London), E. Mbua (Kenya National Museums), L. Bondioli (Museo Nazionale Preistorico Etnografico Luigi Pigorini), R. Macchiarelli (University of Poitiers), M. Teschler-Nicola, (Naturhistorisches Museum Wien), D. Lieberman (Peabody Museum, Harvard), P. Semal (Royal Belgian Institute of Natural Sciences, Brussels), F. Schrenk (Senckenberg Museum, Frankfurt), E. Delson and S. Márquez (American Museum of Natural History and SUNY Downstate Medical Center, New York, respectively), and the NESPOS society for providing CT data. We are grateful to Profs. H. and M.A. de Lumley for access their cast collection. We also thank A. Estalrich, S. García-Vargas, R. Huguet, and B. Fernández-Cascón (Paleoanthropology Group MNCN), for their support and dedicated work on the El Sidrón assemblage.

## LITERATURE CITED

- Allen JS, Bruss J, Damasio H. 2006. Looking for the lunate sulcus: a magnetic resonance imaging study in modern humans. *Anat Rec* 288:867–876.
- Alper F, Kantarci M, dan S, Gumustekin K, Onbas O, Durur I. 2004. Importance of anatomical asymmetries of transverse sinuses: an MR venographic study. *Cerebrovasc Dis* 18:236–239.
- Bastir M, Rosas A, García-Tabernero A, Peña-Melián A, Estalrich A, de la Rasilla M, Fortea J. 2010. Comparative morphology and morphometric assessment of the neandertal occipital remains from the El Sidrón site (Asturias, Spain: years 2000–2008). *J Hum Evol* 58:68–78.
- Beards SC, Yule S, Kassner A, Jackson A. 1998. Anatomical variation of cerebral venous drainage: the theoretical effect on jugular bulb blood samples. *Anaesthesia* 53:627–631.
- Bisaria KK. 1985. Antomic variations of venous sinuses in the region of the torcular Herophili. *J Neurosurg* 62:90–95.
- Broadfield DC, Holloway RL, Mowbray K, Silvers A, Yuan MS, Márquez S. 2001. Endocast of Sambungmacan 3 (Sm3): a new *Homo erectus* from Indonesia. *Anat Rec* 262:369–379.
- Browder J, Kaplan HA. 1976. Cerebral dural sinuses and their tributaries. In: Wilkins RH, editor. American lecture series no. 998. Springfield: Thomas CC Publisher.
- Browing H. 1953. The influence of dorsal venous sinuses. *Am J Anat* 93:307–329.
- Bruner E. 2003. Fossil traces of the human thought. *Paleoneurology and the evolution of the genus Homo*. *J Anthropol Sci* 81:29–56.
- Bruner E, Manzi G. 2008. Paleoneurology of an “early” Neandertal: endocranial size, shape, and features of Saccopastore 1. *J Hum Evol* 54:729–742.
- Capra NF, Anderson KV. 1984. Anatomy of the cerebral venous system. In: Kapp JP, Schmidek HH, editors. The cerebral venous system and its disorders. London-New York: Grune and Stratton Inc. p 1–36.
- Churchill S. 2006. Bioenergetic perspectives on Neandertal thermoregulatory and activity budgets. In: K.Harvati and T.Harrison, editors. Neandertals revisited: new approaches and perspectives vertebrate paleobiology and paleoanthropology, Springer, p 113–133.
- Das S, Abd Latiff A, Suhaimi FH, Othman FB, Yahaya MF, Amhad F, Abdul Hamid A. 2008. An anatomico-radiological study of the grooves for occipital sinus in the posterior cranial fossa. *Bratisl Lek Listy* 109:520–524.

- de Sousa AA, Sherwood CC, Mohlberg H, Amunts K, Schleicher A, MacLeod CE, Hof PR, Frahm H, Zilles K. 2010. Hominoid visual brain structure volumes and the position of the lunate sulcus. *J Hum Evol* 58:281–292.
- de Torres T, Ortiz J, Grün R, Eggins S, Valladas H, Mercier N, Tisnérat-Laborde N, Juliá R, Soler V, Martínez E, Sánchez-Moral S, Lalueza-Fox C, Cañaveras JC, Rosas A, Lario J, Santamaría D, Badal E, de la Rasilla M, Fortea J. 2010. Dating of the hominid (*Homo neanderthalensis*) remains accumulation from El Sidrón cave (Piloña, Asturias, North Spain): an example of multi-methodological approach to the dating of upper pleistocene sites. *Archaeometry* 52:680–705.
- Delmas A, Chifflet J. 1950. Le pressoir d'Herophyle. *CR Assoc Anat* 37:123–131.
- Dora F, Ziletti T. 1980. Common variations of the lateral and occipital sinuses at the confluens sinuum. *Neuroradiology* 20:23–27.
- Dumont TJ. 1894. Le sinus postérieurs de la dure-Mère. PhD Thesis. Nancy, France.
- Durgun B, Ilgit ET, Çizmeli M, Atasever A. 1993. Evaluation by angiography of the lateral dominance of the drainage of the dural venous sinuses. *Surg Radiol Anat* 15:125–130.
- Edwards EA. 1931. Anatomic variations of the cranial venous sinuses. *Arch Neur Psychiat* 26:801–814.
- Fortea J, de la Rasilla M, Martínez E, Sánchez-Moral S, Cañaveras JC, Cuezva S, Rosas A, Soler V, Juliá R, de Torres T, Ortiz JE, Castro J, Badal E, Altuna J, Alonso J. 2003. La cueva de El Sidrón (Borines, Piloña, Asturias): primeros resultados. *Estud Geol* 59:159–180.
- Gray's Anatomy. 1995. The anatomical basis of medicine and surgery. 38th ed. New York: Churchill Livingstone.
- Grimaud-Hervé D. 1997. L'évolution de l'encéphale chez *Homo erectus* et *Homo sapiens*: exemples de l'Asie et de l'Europe. Paris: CNRS.
- Holloway RL, Broadfield DC, Yuan MS. 2004. Brain Endocasts. In: Schwartz JH, Tattersall I, editors. *The Human Fossil Record Volume III*. Hoboken: Wiley.
- Iaria G, Petrides M. 2007. Occipital sulci of the human brain: variability and probability maps. *J Comp Neurol* 501:243–259.
- Iaria G, Robbins S, Petrides M. 2008. Three-dimensional probabilistic maps of the occipital sulci of the human brain in standardized stereotaxic space. *Neuroscience* 151:174–185.
- Kimbel WH. 1984. Variation in the pattern of cranial venous sinuses and hominid phylogeny. *Am J Phys Anthropol* 62:243–263.
- Knott JF. 1881. On the cerebral sinuses and their variations. *J Anat Physiol* 16:17–42.
- Kobayashi K, Matsui O, Suzuki M, Veda F. 2006. Anatomical study of the confluence of the sinuses with contrast-enhanced magnetic resonance venography. *Neuroradiology* 48:307–311.
- Lalueza-Fox C, Rosas A, Estalrich A, Gigli E, Campos PF, García-Tabernero A, García-Vargas S, Sánchez-Quinto F, Ramírez O, Civit S, Bastir M, Huguet R, Santamaría D, Gilbert P, Thomas M, Willerslev E, de la Rasilla M. 2011. Genetic evidence for patrilineal mating behavior among Neandertal groups. *Proc Natl Acad Sci USA* 108:250–253.
- Le Double AF. 1903. *Traité des variations des os du crâne de l'homme et de leur signification au point de vue de l'anthropologie zoologique*. Paris: Vigot Frères.
- Loughna S, Sato TN. 2001. A combinatorial role of angiopoietin-1 and orphan receptors TIE 1 pathways in establishing vascular polarity during angiogenesis. *Molecular cell* 7:233–239.
- Mannu A. 1907. Il confluent dei seni della dura madre, le sue variazioni. *Intern Monatsschr Anat Phys* 24:303–359.
- Moore KL, Persaud TVN. 2004. *Embriología clínica*. 7ª ed. Madrid: Elsevier.
- Okudera T, Huang YP, Ohta T, Nakamura Y, Maehara F, Utsunomiya H, Uemura K, Fukasawa H. 1994. Development of posterior fossa dural sinuses, emissary veins, and jugular bulb: morphological and radiologic study. *Am J Neuroradiol* 15:1871–1883.
- Padgett D. 1956. Cranial venous system in man in reference to development of adult configuration and relation to arteries. *Am J Anat* 98:307–355.
- Pretto-Flores L. 2002. Occipital lobe morphological anatomy. Anatomical and surgical aspects. *Arq Neuropsiquiatr* 60:566–571.
- Rosas A, Aguirre E. 1999. Restos humanos neandertales de la cueva de El Sidrón, Piloña, Asturias. Nota preliminar. *Estud Geol* 55:181–190.
- Rosas A, Martínez-Maza C, Bastir M, García-Tabernero A, Lalueza-Fox C, Huguet R, Ortiz JE, Juliá R, Soler V, de Torres T, Martínez E, Cañaveras JC, Sánchez-Moral S, Cuezva S, Lario J, Santamaría D, de la Rasilla M, Fortea J. 2006. Paleobiology and comparative morphology of a late Neandertal sample from El Sidrón, Asturias, Spain. *Proc Natl Acad Sci USA* 103:19266–19271.
- Rosas A, Peña-Melián A, García-Tabernero A, Bastir M, de la Rasilla M, Fortea J. 2008. Endocranial occipito-temporal anatomy of SD-1219 from the Neandertal El Sidrón site (Asturias, Spain). *Anat Rec* 291:502–512.
- Rosas A, Estalrich A, García-Vargas S, García-Tabernero A, Bastir M, Huguet R, Peña-Melián A. 2011. Los fósiles neandertales de la cueva de El Sidrón. In: de la Rasilla M, Rosas A, Cañaveras JC, Lalueza-Fox C, editors. *Los Neandertales de la Cueva de El Sidrón* (Piloña, Asturias). Una investigación Multidisciplinar. Oviedo: Consejería de Cultura y Turismo/Ediciones Trabe. p 47–82.
- Sadler TW. 2009. *Langman's Medical Embryology*. 11th ed. Baltimore: Lippincott Williams & Wilkins.
- Singh M, Nagashima M, Inoue Y. 2004. Anatomical variations of occipital bone impressions for dural venous sinuses around the torcular Herophili, with special reference to the consideration of clinical significance. *Surg Radiol Anat* 26:480–487.
- Sousa AA, Sherwood CC, Mohlberg H, Amunts K, Schleicher A, MacLeod CE, Hof PR, Frahm H, Zilles K. 2010. Hominoid visual brain structure volumes and the position of the lunate sulcus. *J Hum Evol* 58:281–292.
- Streeter GL. 1918. The developmental alterations in the vascular system of the brain of the human embryo. *Contrib Embryol* 8:5–38.
- Testut L. 1911. *Traité d'Anatomie Humaine*. Tome premier. Ostéologie-Arthrologie-Myologie. 6th ed. Paris: Octave-Doin et fils.
- Testut L. 1921. *Traité d'Anatomie Humaine*. Tome deuxième. Angéiologie-Système nerveux central. 7th ed. Paris: Gaston-Doin.
- Toga AW, Thompson PM. 2003. Mapping brain asymmetry. *Natur rev neurosci* 4:37–48.
- Widjaja E, Griffiths PD. 2004. Intracranial MR venography in children: Normal anatomy and variations. *Am J Neuroradiol* 25:1557–1562.
- Woodhall B, Seeds AE. 1936. Cranial venous sinuses. Correlation between skull marking and roentgenograms of the occipital bone. *Arch Surg* 33:867–875.
- Wu X, Schepartz LA, Falk D, Liu W. 2006. Endocranial cast of Hexian *Homo erectus* from South China. *Am J Phys Anthropol* 130:445–454.

### 3.3. OCCIPITAL JUVENIL SD-2300: CORTEX VISUAL DE NEANDERTALES

Tercer artículo sobre los lóbulos occipitales de los restos craneales de El Sidrón. En este trabajo se analiza y describe el occipital perteneciente al individuo J1, donde se profundiza en el estudio de surcos y giros, dada la excepcional preservación de sus huellas óseas, con especial atención al cortex visual y relevantes aspectos funcionales relacionados con la visión. El resto de fragmentos occipitales han sido también reevaluados a la luz de este nuevo enfoque paleoneurológico. Además de los aspectos tratados anteriormente (senos de la duramadre y petalias).

**García-Tabernero A**, Peña-Melian A, Rosas A (2018) Primary visual cortex in neandertals as revealed from the endocraneal features of the occipital remains from El Sidrón site. *Journal of Anatomy*.

[DOI:10.1111/joa.12812](https://doi.org/10.1111/joa.12812)



# Primary visual cortex in neandertals as revealed from the occipital remains from the El Sidrón site, with emphasis on the new SD-2300 specimen

Antonio García-Tabernero,<sup>1</sup>  Angel Peña-Melián<sup>2</sup> and Antonio Rosas<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Departamento de Paleobiología, Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC), Madrid, Spain

<sup>2</sup>Departamento de Anatomía, Facultad de Medicina, (Universidad Complutense de Madrid), Madrid, Spain

## Abstract

The comparative analysis of the endocranial surface of the El Sidrón new occipital fragment SD-2300 shows meaningful differences in the configuration of the occipital pole region between neandertals and anatomically modern humans (AMH). The particular asymmetries found in neandertals in the venous sinus drainage and the petalial patterns are recognizable in this new specimen as well. In addition, the supra- and infracalcarine fossae of the occipital pole region appear to deviate obliquely from the mid-line when compared with *sapiens*. Due to the excellent preservation conditions of SD-2300, the main sulci and gyri of the occipital pole area have been identified, this degree of detail being uncommon in a fossil specimen; in general, the gyrification pattern is similar to AMH, but with some notable differences. Particularly interesting is the description of the lunate and the calcarine sulci. The lunate sulcus is located close to the occipital pole, in a similar posterior position to in other *Homo* species. Regarding the calcarine sulcus, there are significant differences in the primary visual cortex, with the V1 area, or Brodmann area 17, being larger in *Homo neanderthalensis* than in *Homo sapiens*. This may lead to greater visual acuity in neandertals than in *sapiens*.

**Key words:** Brodmann area 17; calcarine sulcus; El Sidrón; lunate sulcus; neandertal; occipital pole fossa; paleoneurology; petalias; primary visual cortex V1; venous sinus drainage; visual acuity.

## Introduction

Brain evolution processes of *Homo neanderthalensis* and *Homo sapiens* are notable milestones in the paleoneurology of genus *Homo*. Both reached a very high degree of encephalization, but through different evolutionary trajectories (Bruner et al. 2003; Bruner, 2004, 2008). Not only did overall size increase (the most obvious feature from a phylogenetic perspective), several changes related to shape and neurological organization also took place. Comparing the endocast of neandertals and anatomically modern humans (AMH), the globularization of the latter (Lieberman et al. 2002), due mainly to an enlargement of the parietal and frontal regions (Bruner, 2004; Bastir et al. 2008; Bruner & Holloway, 2010), is apparent. By contrast, Asian *Homo erectus* and neandertals show larger surface areas for the frontal and occipital lobes and smaller surface areas for the

parieto-temporal lobes compared with AMH (Grimaud-Hervé, 1997; Balzeau et al. 2012). Other endocranial structures also show variation among human species. For instance, the pattern of the dural venous sinuses appears to be more asymmetrical in neandertals than in other *Homo* members (Rosas et al. 2008a). Although a certain degree of diversity at different levels of the encephalic structures in fossil hominins seems to be well established, the functional configuration of the brain is also an unresolved matter.

The bony imprints left by the sulci and gyri could be used as a proxy, especially in those functional areas situated on the visible surface of the cerebral cortex, as happens with the visual cortex, located in the occipital lobe. This part of the cerebral cortex is responsible for processing visual information and is divided into five functional sectors, named V1–V5, the V1 and V2 areas being located in the occipital pole region. The V1 area (striate or primary visual cortex) corresponds to the Brodmann area (BA) 17, whereas the V2 area corresponds to BA 18, or parastriate (Brodmann, 1903, 1909). The cortical architecture is more heterogeneous than Brodmann's map suggests; however, some areas seem to be closely related to certain sulci, such as the visual areas (Amunts & Zilles, 2015). Many studies have tried to define the precise limits of BA 17 and 18 and, although there is a

### Correspondence

Antonio García-Tabernero, Department of Paleobiology, Museo Nacional de Ciencias Naturales -CSIC-, C/ Pinar 25, 28006 Madrid, Spain. T: + 34 91 5668985; F: + 34 91 5668960; E: [agarcia-tabernero@mncn.csic.es](mailto:agarcia-tabernero@mncn.csic.es)

Accepted for publication 5 March 2018

high individual and hemispheric variability in size and shape, they can be associated to the bony fossae left by the occipital poles (Amunts et al. 2000; Hinds et al. 2009). BA 17 can be more precisely delimited following the band or stria of Gennari – a layer of myelinated axons – visible to the naked eye in high resolution magnetic resonance imaging (MRI) or histological slides. It is clearly positioned along the banks of the calcarine sulcus (CS) and extends in part along the adjacent portions of the cuneus and the lingual gyrus (Amunts et al. 2000; Hinds et al. 2008; Malikovic et al. 2012).

The primary visual cortex is one of the areas that has attracted most interest in paleoneurology. Some studies have linked it to the potential beginning of the brain reorganization in australopithecines (e.g. Falk, 1985b, 2014; Holloway et al. 2001, 2003). Other researchers have explored differences in brain organization between human species. Some researchers, such as Pearce et al. (2013), highlight these differences by starting from the visual cortex. They state that the larger orbits found in neandertals suggest a larger visual cortex compared with AMH. Therefore, with more brain tissue devoted to the visual cortex, they would have had less neocortical volume available for social cognition, resulting in a smaller average neandertal group size than contemporaneous AMH. As a consequence, their ability to acquire and maintain innovations may have been limited and they may have been more vulnerable to demographic fluctuations, causing local population extinctions (Pearce et al. 2013). Large orbits were predictable for neandertals because they mostly lived at high latitudes with lower light levels and this would have required larger eyeballs to attain a good level of visual acuity and/or sensitivity, as is the case with recent humans living in the same latitudes (Pearce & Bridge, 2013). In addition, neandertal brains would have required proportionally more neural matter for somatic maintenance and control, as they had larger bodies than AMH. Taking this into account, along with their large visual areas and the absence of significant overall brain enlargement over time, the authors concluded that proportionally less neural tissue was left over for other brain areas such as the frontal lobes, which are crucial for social cognitive skills and group size (Pearce et al. 2013). In anthropoid primates, the non-visual neocortex has been considered essential for setting cognitive limits on group size and the degree of social complexity with which a species can cope (Dunbar, 1992; Aiello & Dunbar, 1993; Joffe & Dunbar, 1997; Dunbar & Shultz, 2007; Pérez-Barbería et al. 2007; Shultz & Dunbar, 2010).

However, some researchers have disputed the conclusions of Pearce et al. (2013). Traynor and colleagues claimed that there were several estimation errors propagated across multiple steps and a series of regressions when estimating neocortex volumes (Traynor et al. 2015). They also tested the suitability of eye orbits as a predictor of group size, concluding that species with large orbits also tend to live in large groups (Traynor et al. 2015). They based this on the low

correlation between orbit and eyeball volumes in modern humans, arguing that the range of orbit height in modern humans is greater than the difference in averages between AMH and neandertals (Traynor et al. 2015). Other researchers have also detected methodological limitations to inferring visual cortex size from orbit size, as well as erroneous inferences about cortical organization from endocasts (Holloway & Schoenemann, 2014).

In this paper we present a paleoneurological study of SD-2300, a new neandertal occipital fragment from the El Sidrón site (Rosas et al. 2006, 2013). This work provides relevant information on the visual system of neandertals in order to test the differences in the primary visual cortex between neandertals and AMH. By study and comparative analyses of the calcarine sulcus in neandertals and AMH, we will assess the premise that neandertals had a larger visual cortex compared with AMH (Pearce et al. 2013). This is possible due to the excellent preservation of the bony imprints left by the sulci and gyri in the endocranial surface of SD-2300, reinforced by two other previously described El Sidrón specimens (Rosas et al. 2008a; Peña-Melián et al. 2011).

In addition, the anatomical description of the endocranial surface of SD-2300 includes the dural venous drainage and petalial patterns within the *Homo* genus universe. Finally, the distinctive occipital pole configuration in neandertals is compared with that in *sapiens*.

## Material and methods

The occipital bone fragment SD-2300 is part of the El Sidrón (Asturias, Spain) assemblage. This neandertal site has already yielded three other significant occipital remains, SD-1219, SD-1149 and SD-370a, which have been described previously (Rosas et al. 2008a,b; Bastir et al. 2010; Peña-Melián et al. 2011). The age of the El Sidrón sample has been estimated at 49 million years old (de Torres et al. 2010; Wood et al. 2013). Thirteen individuals have been identified, representing all age stages and both sexes (Rosas et al. 2013). For visualization purposes, virtual 3D models of the occipitals, including their respective endocasts, have been generated; they are especially useful for identifying sulci and gyri and their correspondence with the ridges and imprints in the bony surface, as well as for geometrical morphometrics analysis.

The AMH reference sample comprises 12 virtual and physical dry skulls from the Oloriz Collection (Museo de Anatomía Javier Puerta, Facultad de Medicina, Universidad Complutense de Madrid (UCM), Madrid, Spain; [http://www.ucm.es/info/museoana/Colecciones/Craneos/index\\_english.htm](http://www.ucm.es/info/museoana/Colecciones/Craneos/index_english.htm)) and also 30 dissected brain hemispheres (Departamento de Anatomía y Embriología Humana y Veterinaria, Facultad de Medicina, UCM, Madrid, Spain). To assess the correspondence between soft and hard tissues in the encephalon, two human heads that had been scanned with computer tomography (CT) and MRI, were dissected (Centro de Donación de Cuerpos y Salas de Disección, UCM, Madrid, Spain). Following the methodology proposed by Rosas et al. (2014), after removing the meningeal layers, both brain and bone occipital regions were moulded with high-resolution silicone and polyurethane positives were generated. Virtual and physical dissections were carried out in the same two human heads, thus increasing the accuracy of the correspondence



between soft and hard tissues of the endocranium. Finally, 30 AMH brain hemispheres (CDC and SD, Universidad Complutense de Madrid) were inspected visually in their medial surface to assess the development of the CS in the lateral surface of the occipital lobe.

The comparative sample of 20 neandertals and 31 other *Homo* fossils for the study of petalial and drainage patterns is composed principally of original and virtual specimens from the Paleoanthropology Group Virtual Collection (MNCN, CSIC, Madrid, Spain) with the support of scientific quality replicas and other databases of virtual specimens such as NESPOS (<https://www.nespos.org>) and the literature when necessary. The samples come from previous work by the authors and can be found in Rosas et al. (2008a) and

Peña-Melián et al. (2011) (Table 1). In addition, the lunate sulcus has been explored in specimens (Table 1).

Here, the terminology used for the identification of the sulci and gyri predominantly follows that suggested by Alves et al. (2012), who proposed a standardized terminology for the main and constant sulci and gyri. In addition, like those authors, we have used classical literature such as Ono (Ono et al. 1990) and Duvernoy (1991).

A principal component analysis (PCA) based on Procrustes distances of 11 landmarks (Fig. 1) was used to clarify the shape of the cerebral occipital pole fossa (OPF) and the spatial relationships within the occipital region, as well as the relative positional differences of the supra- and infracalcarine fossae between neandertals and AMH. We define these two small fossae as the deepest points located above and below the imprint of the CS, regardless of whether they reach the external surface of the occipital pole fossa. The sulcus is usually located in the middle part of this fossa.

**Table 1** Comparative sample of Pleistocene *Homo* specimens used for the lunate sulcus identification.

Specimen	Species	Kind of data
SD-2300	<i>H. neanderthalensis</i>	Original
SD-1219	<i>H. neanderthalensis</i>	Original
SD-1149	<i>H. neanderthalensis</i>	Original
Spy 1	<i>H. neanderthalensis</i>	Virtual
Spy 10 (2)	<i>H. neanderthalensis</i>	Virtual
Gibraltar 1	<i>H. neanderthalensis</i>	Virtual
La Ferrassie 1	<i>H. neanderthalensis</i>	Virtual
Krapina 5	<i>H. neanderthalensis</i>	Virtual
Guattari 1	<i>H. neanderthalensis</i>	Virtual
Amud	<i>H. neanderthalensis</i>	Virtual, Literature <sup>1</sup>
Feldhofer	<i>H. neanderthalensis</i>	Literature <sup>1</sup>
La Quina V	<i>H. neanderthalensis</i>	Literature <sup>1</sup>
Le Moustier 1	<i>H. neanderthalensis</i>	Virtual
La Chapelle 1	<i>H. neanderthalensis</i>	Virtual
La Chaise BD 6	<i>H. neanderthalensis</i>	Cast
La Chaise S 9	<i>H. neanderthalensis</i>	Cast
La Chaise S 12	<i>H. neanderthalensis</i>	Cast
Biache 1	<i>H. neanderthalensis</i>	Cast
Ehringsdorf_H9	<i>H. neanderthalensis</i>	Virtual
Reilingen	<i>H. heidelbergensis s.l.</i>	Literature <sup>2</sup>
Swanscombe	<i>H. heidelbergensis s.l.</i>	Literature <sup>3</sup>
Kabwe	<i>H. heidelbergensis s.l.</i>	Virtual, Literature <sup>1</sup>
Sangiran 17	<i>H. erectus</i>	Literature <sup>1</sup>
Trinil 2	<i>H. erectus</i>	Literature <sup>1</sup>
Ngandong 3 (Solo III)	<i>H. erectus</i>	Cast
Ngandong 6 (Solo V)	<i>H. erectus</i>	Cast
Zhoukoudian Skull III, E E	<i>H. erectus</i>	Cast
Zhoukoudian Skull III, L	<i>H. erectus</i>	Cast
Nanjing I	<i>H. erectus</i>	Cast
BOU-VP-2/66	<i>H. erectus</i>	Literature <sup>4</sup>
LB 1	<i>H. floresiensis</i>	Literature <sup>5</sup>
DH1	<i>H. naledi</i>	Literature <sup>6</sup>
Jebel Irhoud 2	<i>H. sapiens</i>	Literature <sup>2</sup>
Jebel Irhoud 2	<i>H. sapiens</i>	Literature <sup>2</sup>

<sup>1</sup>Holloway et al. (2004a); <sup>2</sup>Dean et al. (1998); <sup>3</sup>Clark (1938); <sup>4</sup>Gilbert et al. (2009); <sup>5</sup>Falk et al. (2009); <sup>6</sup>Holloway et al. (2017).

## Results

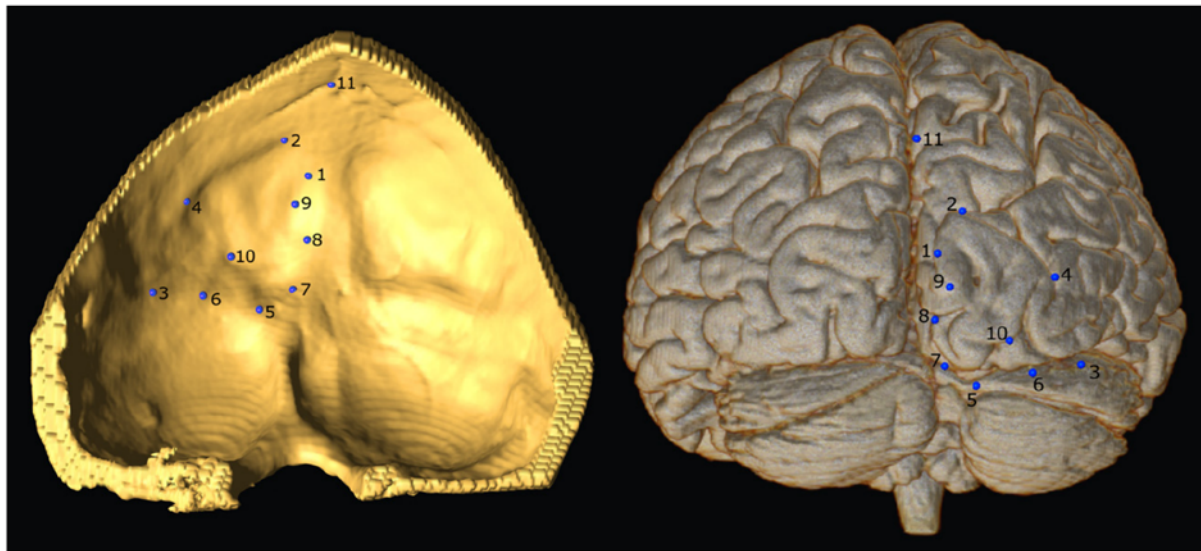
### Anatomical description of the endocranial surface of SD-2300

The cranial specimen SD-2300 consists of an incomplete occipital bone, which articulates with two small fragments of left parietal bone, located on the left superior part of the occipital (Fig. 2:#1), where the clearly visible lambdoid suture (Fig. 2:#2) encompasses a wormian bone (Fig. 2:#3). The other, square-shaped parietal piece is located in an infero-lateral position (Fig. 2:#4) and would have been close to the mastoid apophysis, which is not preserved in this specimen. The basilar apophysis, the lateral masses of the occipital, as well as most of the right and the inferior part of the left cerebellar fossae are also not preserved. The cerebral fossae are separated by a small, sagittally located bony crest (Fig. 2:#5), whereas the cerebellar fossae appear to be displaced to the left side about 7.11 mm from the above-mentioned crest (mid-sagittal plane). From the internal occipital protuberance (IOP) and among the cerebellar fossae (Fig. 2:#6), this crest continues caudo-laterally, finally bifurcating.

#### Right cerebral fossa

The right cerebral fossa is almost completely preserved and is well demarcated by the lambdoid suture (Fig. 2:#7). In the mid-sagittal region there is also a bony ridge that grows caudally until it reaches the IOP. A groove arises in the middle third of this ridge, deviated about 3.23 mm to the right side (Fig. 2:#8). It appears as a well-marked canal with sharp slopes and would have corresponded to the superior sagittal sinus (SSS). In the trajectory of this groove, three parts can be distinguished, a superior, proximal and vertical third, close to the mid-sagittal plane and 4.53 mm wide (Fig. 2:#9).

The second or middle third is curved and 4.62 mm wide where the SSS changes into the right transverse sinus (RTS) (Fig. 2:#10). Finally, the distal or horizontal third matches



**Fig. 1** Left image, landmarks used in the PCA analysis in the endocranial surface of an anatomically modern *Homo sapiens*, on the occipital bone and, on the right side, the same landmarks on the corresponding brain. The head was virtually dissected (from CT and MRI data) to assess the correspondence of the landmarks on the bony surface with the sulci and gyri or the occipital pole region of the brain. Description of the landmarks: 1 – contact between the occipital pole fossa (OPF) boundary and the sagittal crest in the non-dominant sinus side; 2 – highest point of the OPF; 3 – contact between the OPF boundary and the superior ridge of the non-dominant transverse sinus; 4 – midpoint between landmarks 2 and 3 in the boundary of the OPF; 5 – where the superior ridge of the non-dominant transverse sinus finish its straight trajectory; 6 – midpoint between landmarks 3 and 5 in the superior ridge of the non-dominant transverse sinus; 7 – inferior beginning of the sagittal crest (non-dominant side); 8 – midpoint between landmarks 7 and 1 in the sagittal crest (non-dominant side); 9 – deepest point at the supracalcarine fossa; 10 – deepest point at the infracalcarine fossa; 11 – endolambda.

the imprint of the right transverse sinus (Fig. 2:#11). This groove is incomplete in its proximal two-thirds, lacking the inferior crest. The width of this groove is 5.28 cm measured distally. In the surface of this fossa, a series of impressions left by the sulci and gyri of the cerebral occipital pole are clearly evident. The most relevant of these imprints correspond to the calcarine sulcus (Fig. 2:#12), retrocalcarine (Fig. 2:#13) and transverse occipital (Fig. 2:#14). Superior, middle and inferior occipital gyri (Fig. 2:#15, #16 and #17, respectively) have been identified.

#### Left cerebral fossa

The left fossa appears to be bigger and deeper than the right fossa. Inferiorly situated, the imprint of the left transverse sinus (LTS) can be seen. Two parts can be differentiated. A proximal segment 7.75 mm long and 2.67 mm wide (Fig. 2:#18), starts in the middle crest that divides the two cerebellar fossae (continuation of the sagittal crest), 13.56 mm from the origin of the RTS. The second segment of this LTS constitutes the remaining two-thirds of the groove (Fig. 2:#19); it appears horizontally oriented and is 17.40 mm long and 2.88 mm wide. It ends abruptly with no continuation in the endocranial surface. The deepest area of this left cerebral fossa seems to be located immediately above the first segment of this LTS (Fig. 2:#20); therefore, it would correspond to the occipital pole region. Over the

entire endocranial surface of this fossa, there is a well-marked series of imprints that are related to some interesting sulci of the occipital lobe: transverse occipital (Fig. 2: #21), calcarine (Fig. 2:#22), lunate (Fig. 2:#23) and lateral occipital sulcus (Fig. 2:#24).

#### Right cerebellar fossa

Only a small part of the right cerebellar fossa is preserved. It is located superomedially and separated from the left cerebellar fossa by the previously mentioned bony crest, which bifurcates caudally. A small groove can be seen, sagittally oriented (Fig. 2:#25) and probably left by the occipital sinus.

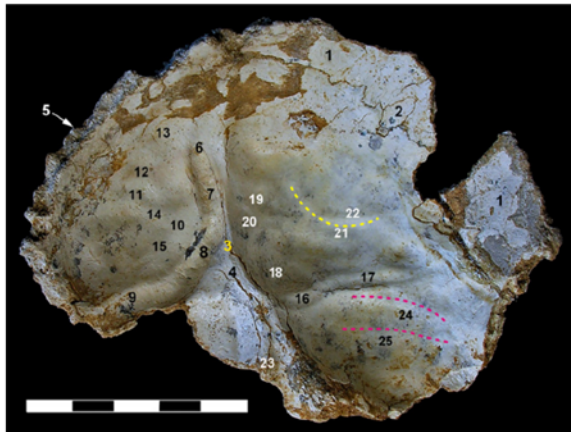
#### Left cerebellar fossa

The upper half, more or less, of the left cerebellar fossa is preserved. Two parallel, lateromedially oriented smooth ridges are visible, which would probably match the retrotonsilar (Fig. 2:#26) and the pre-pyramidal (Fig. 2:#27) cerebellar fissures.

#### Dural sinus pattern and petalias

Regarding the configuration of the dural venous sinuses, SD-2300 presents a right dominant pattern, so the superior sagittal sinus continues to the right transverse sinus, with





**Fig. 2** Endocranial view of the El Sidrón occipital SD-2300. 1: fragment of left parietal bone. 2: Wormian bone. 3: Sagittal bony crest that separates the cerebral fossae. 4: Internal occipital protuberance. 5: Lambdoid suture. 6: Bony imprint of the superior sagittal sinus, initial segment. 7: Bony imprint of the superior sagittal sinus, medial segment. 8: Bony imprint of the transition from the superior sagittal sinus to right transverse sinus. 9: Imprint of the right transverse sinus. 10: Imprint of the right calcarine sulcus. 11: Imprint of the retrocalcarine sulcus. 12: Imprint of the transverse occipital sinus. 13, 14 and 15: Imprints of the superior, middle and inferior occipital gyri. 16: Proximal segment of the imprint of the left transverse sinus. 17: Distal segment of the imprint of the left transverse sinus. 18: Deepest area of this left cerebral fossa (occipital pole). 19: Bony imprint of the left transverse occipital. 20: Imprint of the left calcarine sulcus. 21: Imprint of the left lunate sulcus. 22: Imprint of the lateral occipital sulcus. 23: Imprint of the left occipital sinus. 24: Imprint of the retrotentorial cerebellar fissure. 25: Imprint of the pre-pyramidal cerebellar fissure. Scale bar in cm.

no apparent connection to the left transverse sinus, where the straight sinus flows. Right and left systems are clearly and noticeably separated, and the right transverse sinus deviates from the sagittal crest at the level of the torcular Herophili region. A similar pattern has been found in other El Sidrón occipitals and in neandertals, as described previously (Rosas et al. 2008a; Peña-Melián et al. 2011). The widths of the bony imprints left by the sinuses are as follows: SSS 4.53 mm, transition SSS-RTS 4.62 mm (Fig. 1: #10), RTS 5.28 and LTS 2.77 mm. Because it is dominant, the RTS is clearly bigger than the LTS. It is worth mentioning that this individual appears to have very narrow sinuses, on the basis of the size of the grooves, perhaps because it was a juvenile.

A left occipito-petalia hemispheric asymmetry is observable. This petalial pattern has also been described in the El Sidrón specimen SD-1219 (Rosas et al. 2008a), whereas El Sidrón specimen SD-1149 shows a right occipito-petalia (Peña-Melián et al. 2011). It was not possible in SD-370a to determine the pattern due to the preservation state, but a slight rotation of the left pole toward the right is evident.

### Relative position of the occipital pole fossa (OPF)

The PCA points to slight differences in the OPF configuration and its relative position of the El Sidrón neandertals compared with AMH (Fig. 3). The percentage of total variance explained by the PC1 is 20.07% and by PC2 18.04%.

PC1 refers to the inclination of the supra-/infracalcarine fossa axis, which is the displacement of the infracalcarine fossa from the sagittal crest (mid-sagittal plane) and which corresponds to a less rounded occipital pole fossa (Fig. 3). PC2 shows the upper or lower position of the supra- and infracalcarine fossae in the OPF, and also the relative size of the OPF (Fig. 3).

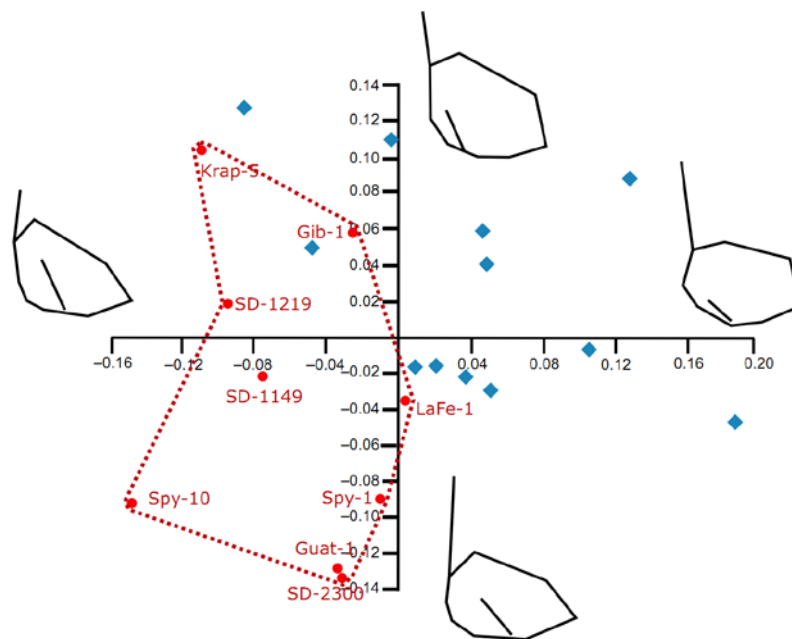
Although these results are not conclusive, there seems to be a deviation of the OPF from the mid-sagittal plane in neandertals and an inclination of supra- and infracalcarine fossae compared with *sapiens*. These two fossae appear to be oriented more obliquely in neandertals than in AMH, making it possible to recognize differentiated patterns between these two species (Fig. 4).

### Identification of sulci and gyri

The description of the sulci and gyri patterns of SD-2300 is based on the bony impressions they left in the endocranial surface of the occipital bone as positive (crests and ridges for the sulci) and negative reliefs (grooves for the gyri). For this purpose it is helpful to work with a virtual endocast (Figs 3 and 4). The extremely complex and variable nature of the occipital lobe has led to several attempts to standardize the identification of its sulci and gyri. Given the number of classifications, some classical descriptions have been followed in this paper, such as those of Duvernoy (1991) and Ono (Ono et al. 1990), and the more recent work of Alves and collaborators (Alves et al. 2012), who use their criteria to consider and name only the most characteristic and consistent patterns, which facilitates the understanding of this area of the brain. Both nomenclatures are given in Fig. 4.

Some remarkable findings in SD-2300 are the identification of the lunate and the calcarine sulci, according to the criteria of both Duvernoy (1991) and Alves et al. (2012). The lunate sulcus has been recognized only in the left pole, positioned in a human-like position and therefore quite similar to *sapiens* (Fig. 5A). The calcarine sulcus reaches the external surface of the brain, appearing as a wide and centrally located impression in both poles, although it is bigger in the left one (Fig. 5A). Interestingly, another El Sidrón specimen, SD-1219, also shows the imprint of a broad calcarine sulcus on the left side; on the right pole it is difficult to see, possibly because it is masked by the great sagittal sinus groove.

In the left occipital pole and in accordance with Duvernoy (1991), three major gyri can be recognized, superior (O1), middle (O2) and inferior (O3) occipital gyrus and possibly the *gyrus descendens* (Fig. 5A). As for the sulci, apart from



**Fig. 3** PCA of the landmark configuration of the occipital pole fossa. The sample is composed of nine neandertals and 12 AMH (Oloriz Collection). Red dots are the neandertal specimens, and have been included in the red polygon. The neandertal sample comprises El Sidrón SD-2300, SD-1219 and SD-1149, Spy-1, Spy-10 (before Spy-2), Gibraltar 1 (Gib-1), La Ferrassie 1 (LaFe-1), Krapina 5 (Krap-5) and Guattari 1 (Guat-1). Although AMH show high variability, neandertals are grouped relatively closely together and they all appear above the x-axis. The variation of the PC1 and PC2 is shown by the wireframes at the ends of the axis.

the mentioned lunatus and calcarine, the transverse, middle and inferior occipital sulci are present together with the retrocalcarine sulcus. On the right pole, the same gyri and sulci can be observed (Fig. 5A), even though the pole is considerably smaller than the left one.

If we follow the more restrictive descriptions of Alves et al. (2012), the transverse and lateral occipital sulci, along with the lunate and calcarine sulci, have been found on the left pole (Fig. 5A), whereas the transverse, lateral and calcarine sulci are found on the right side (Fig. 5A).

In the 30 AMH hemispheres, in 76.67% of cases the CS does not reach the lateral surface of the occipital and in 23.33% the CS exceeds the medial surface and is therefore visible in the lateral surface. According to Ono et al. (1990) at the CS posterior end, 56.67% are Type 1 (T- or Y-shape), 20% are Type 2 (single curve) and 23.23% are Type 3 (single straight).

## Discussion

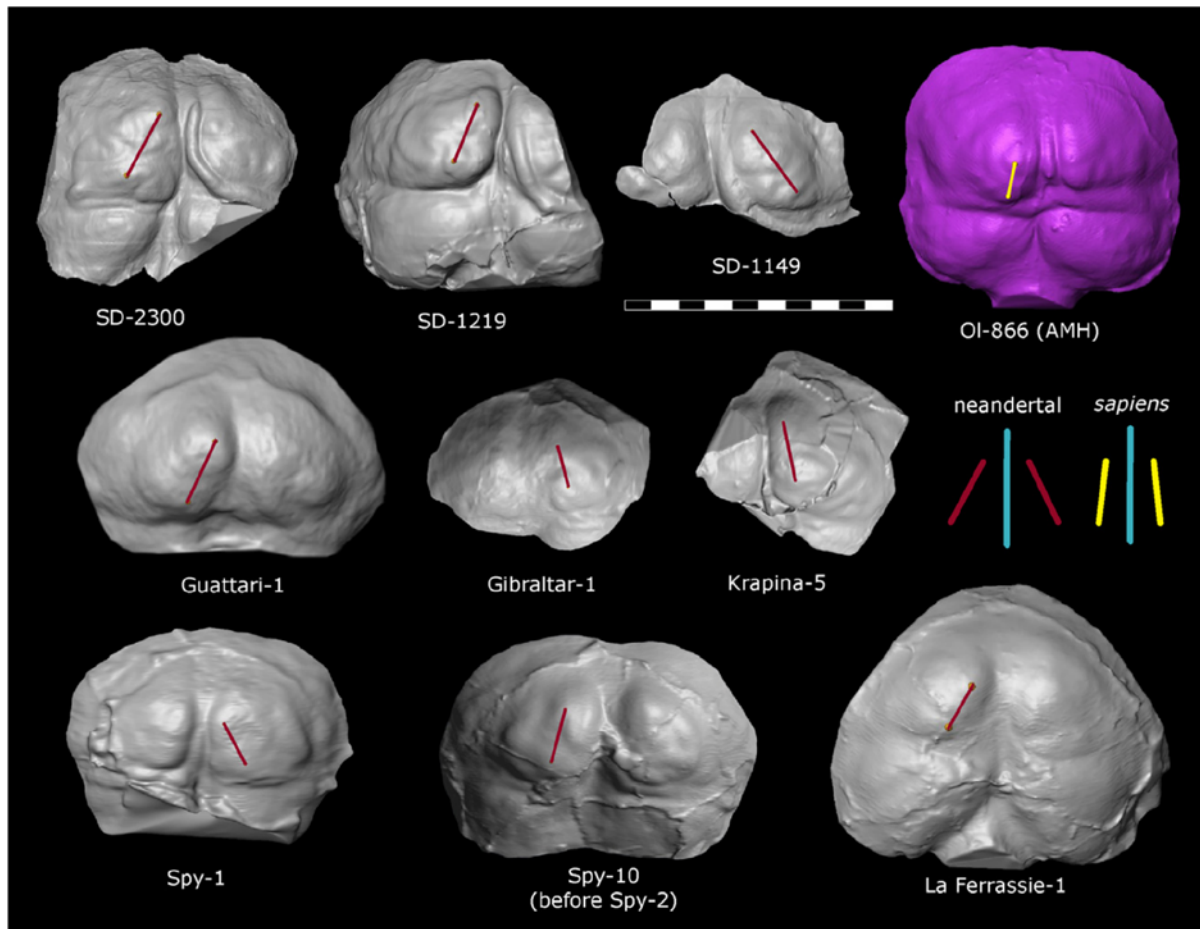
### Petalias and brain asymmetry

SD-2300 shows a clear left occipito-petalia accompanied by a slight rotation of this pole toward the right; this trait is usually accompanied by a right frontal petalia. The same pattern was found in SD-1219 (Rosas et al. 2008a) and is also the most frequently found in other neandertals and modern humans (Holloway & de LaCoste-Lareymondie, 1982). Furthermore, left occipito-petalia is the most common pattern not only in modern humans but also in other species of the genus *Homo*, being found in 84% of *H. sapiens* (both modern and fossil), 78% of neandertals and 87% of other

*Homo* species, according to Peña-Melián et al. (2011). Hence, the petalial pattern of SD-2300 would follow the most common trend in humans. Those variations in the shape and orientation of petalias occur frequently and fall within the normal variability of this trait, although they may have a phylogenetic significance, as stated by Balzeau et al. (2012), who conclude that humans exhibit larger variation and relative dimensions for some traits (related to the vertical and lateral components – deviations of certain planes – of the occipital and frontal poles) of petalial asymmetries compared with great apes. In addition, it should be noted that SD-2300 is an immature individual and although the brain is apparently close to the definitive volume, modifications can still occur until its final shape and size are reached. In fact it has been proposed in a recent work that the brain could still be growing, based on some evidence such as the endocranial volume, the size of the dural sinuses, and the endocranial surface histology (Rosas et al. 2017).

Of the two other El Sidrón occipitals (SD-1149 and SD-370a), only SD-1149 preserves information on the petalial pattern. It shows a right occipito-petalia (Peña-Melián et al. 2011). According to those authors, neandertals would manifest one of the lowest percentages of left occipito-petalia of the *Homo* sample, including AMH (84% as opposed to 78% for neandertals). They also consider that as the left petalia is the predominant pattern in hominins, neandertals must have developed a distinct pattern of asymmetry in the brain hemispheres (Peña-Melián et al. 2011). In addition, the sinus drainage pattern also suggests that this species developed a different configuration of brain asymmetries compared with other *Homo* species.



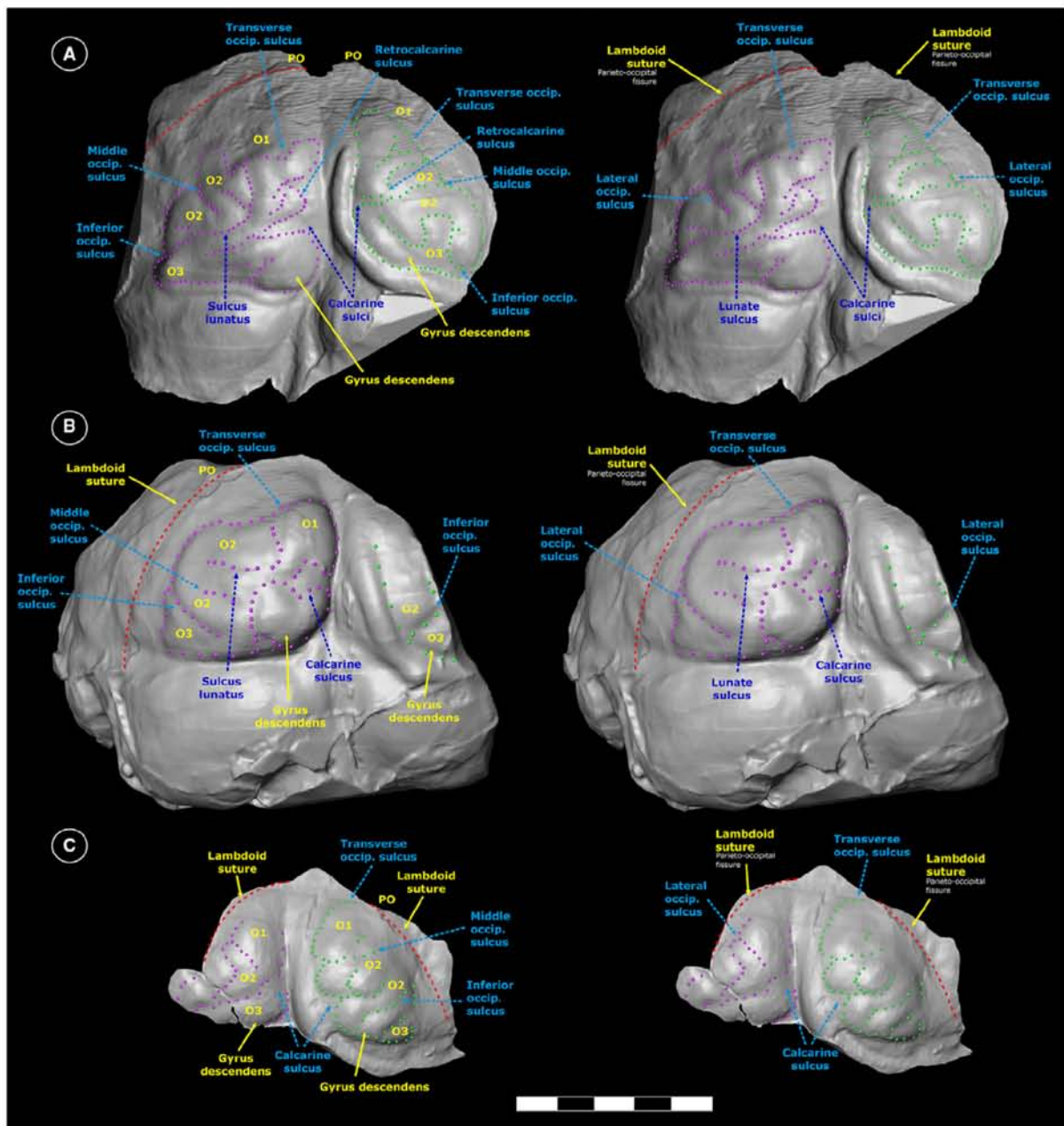


**Fig. 4** Posterior view of the virtual endocasts of some specimens of the sample: neandertals in grey and an AMH in purple for comparative purposes. The image illustrates the inclination of the supra- and infracalcarine fossa, connected by a red line, with respect to the mid-sagittal plane. On the right side of the image, patterns of the fossae and the mid-line (sagittal plane) of neandertals and *sapiens* based on SD-2300 and OI-866. Note the differences between the patterns regarding the inclination of the supra-/infracalcarine fossae. Scale bar in cm.

#### Drainage pattern of dural sinuses

In SD-2300 the superior sagittal sinus (SSS) passes by the right transverse sinus (RTS), with no apparent connection with the left transverse sinus (LTS), thus showing a clear right dominance. The segment where the SSS changes into the RTS appears clearly distant from the mid-sagittal plane in the confluence of the sinuses (see Fig. 2: 8). The straight sinus and the LTS make up the left system. This sinus seems to be smaller in width than the right one. This right dominance pattern, with no remarkable connection among right and left systems, together with the strong deviation of the dominant from the mid-sagittal plane, have been found to be typical of neandertals (Rosas et al. 2008a; Peña-Melián et al. 2011). Although right dominance is the most common pattern in other *Homo* species, the singularity of the strong deviation from the sagittal crest and the absence of confluent cases is almost exclusive to *H. neanderthalensis* and is

nearly nonexistent in other human species, according to the work of Peña-Melián et al. (2011). SD-2300 shows a characteristic neandertal pattern, presenting all the distinctive traits: right dominance, no interconnection of the systems of both sides, and strong deviation from the midline. The three other El Sidrón specimens (SD-1219, SD-1149 and SD-370a) are also right-dominant, but only SD-1219 displays a marked deviation of the dominant sinus from the sagittal plane. This specimen lends support to the idea of the singularity of the neandertal dural drainage pattern as expressed by Rosas et al. (2008a) and Peña-Melián et al. (2011) and represents a new case in line with El Sidrón specimens and other neandertals. SD-2300 also shows very narrow sinuses, in fact the smallest of a large sample of fossils and AMH, as stated by Rosas and colleagues (Rosas et al. 2017), perhaps because it is a juvenile individual, 7.7 years old, and the endocranial anatomy related to the nervous system had not yet completed its development, as mentioned above.



**Fig. 5** Posterior view of the virtual endocasts of three most complete El Sidrón occipitals, showing the sulcal and gyral pattern, according to Duvernoy (1991) (left side) and Alves et al. (2012) (right side) descriptions. To facilitate the visualization, the main sulci have been highlighted with dotted lines: purple for the left occipital fossa and green for the right one. O1: superior occipital sulcus, O2: middle or lateral occipital sulcus, O3: inferior occipital sulcus. PO: parieto-occipital line. (A) Endocast of El Sidrón SD-2300. (B) The same for SD-1219 and (C) SD-1149 endocast. Scale bar in cm.

### Identification of sulci and gyri

The neandertal gyrification pattern is, generally speaking, similar to *sapiens* in terms of the degree, number and organization of gyri and sulci. The occipital lobes in this extinct species also show the particular variability of this region of the brain. However, there are some notable differences.

#### Lunate sulcus

SD-2300 exhibits an unusually good preservation of bony imprints of the sulci and gyri. It has therefore been possible to identify most of the reliefs in the occipital fossa, based on a topographical *H. sapiens* pattern. As previously mentioned, there are several descriptions of the sulci and gyri of the brain, so two distinct approaches are presented here: a



classical anatomy textbook perspective, i.e. Duvernoy, which basically coincides with Ono (Ono et al. 1990; Duvernoy, 1991), and also other relatively new points of view such as those of Alves et al. (2012), which has the advantage of taking into account only the most characteristic and constant occipital sulci and gyri, which may facilitate the identification of fragmentary or poorly preserved material.

One of the main sulci to be discussed is the *sulcus lunatus*, or lunate sulcus (LS), identified in SD-2300 according to both Duvernoy's (1991) and Alves et al.'s (2012) criteria (Figs 2:#23 and 5A) and in SD-1219 as well (Fig. 5B), but which could not be recognized in SD-1149. Alves et al. (2012) define the lunate sulcus as 'the continuous transverse sulcus that crosses a substantial portion of the lateral surface of the posterior portion of the occipital lobe, just anterior to the occipital pole'. Duvernoy (1991) is less precise and states that 'the lateral occipital sulcus can branch off into the sulcus lunatus' or 'may stem from the transverse occipital sulcus, or assumes a contrary anteriorly concave curvature'.

This sulcus demarcates the extension of the V1 anterolaterally in great apes and Haplorhini in general; hence, its anterior or posterior location in the occipital lobe has been used as an indicator of the changes in the australopithecines toward a human-brain pattern, as Dart stated that the LS is more posteriorly positioned in the Taung endocast than in apes (Dart, 1925). Therefore, the identification and precise location of this sulcus – more or less posterior in the occipital lobe compared to apes – has been used as an indicator of the beginning and degree of brain modifications in the human lineage, with the expansion of the parietal areas at the expense of the visual cortex, which is smaller in humans than in apes and monkeys. The debate around the presence and position of the LS concerns the early stages of the human lineage (australopithecines), as that is the point at which the divergence from an ape-like brain started. For some authors, especially Falk, this sulcus is still located in an anterior position in australopithecines (Falk, 1980, 1983, 1985a, 2014), which may indicate that an increase of volume preceded the reorganization of the brain in hominins (Falk, 1985b). However, Holloway rejected those arguments and claimed that reorganization could have taken place in the absence of brain expansion, as the LS is already posteriorly positioned, compared with apes, in early hominins such as *Australopithecus africanus* (Holloway, 1981, 1984, 1991; Holloway et al. 2001, 2003, 2004b). This sulcus is somewhat controversial and therefore has been the subject of several studies, concerning not only its identification and placement in hominin endocasts but also its nature. In humans it appears to be much more variable than in apes and, when present, it does not seem to correspond to a functional area or mark the anterior limit of the occipital lobe (as in chimpanzees). More importantly, it would not be homologous to that found on apes (Allen et al. 2006), as

stated for the first time by Smith (Smith, 1903, 1904a,b), a position that is gaining followers (Falk et al. 2013). According to Allen and collaborators, the LS would have been composed of small convergent segments rather than a continuous sulcus, and a single 'true' sulcus quite rare. In any case, this sulcus, whether composed or continuous, has been found in about half of the samples studied by these researchers in at least one hemisphere (Allen et al. 2006), so it would seem possible to find and identify it in a reasonable number of cases, which corroborates other authors: more than 50% (left hemisphere) and 40% (right hemisphere) (Iaria & Petrides, 2007), and 64–60% (Ono et al. 1990). This sulcus in AMH is placed in a posterior position, usually closer to the occipital pole than to the lambdoid suture, corresponding to a highly derived brain, the product of radical processes of enlargement and reorganization. The extensive structural and functional reorganization of the occipital lobe meant the loss of a 'true' LS (in the sense of one homologous to apes) or its posterior displacement when present and its dissociation from the visual cortex (Allen et al. 2006).

The LS has also been identified in two El Sidrón occipitals, SD-2300 and SD-1219, but only in the left occipital lobe (Figs 2:#23 and 5A,B). The manifestly smaller right fossae, due to the presence of the dominant sinus, may have contributed to the lack of recognition of this trait in the right fossa in SD-2300 and SD-1219. The quality of the imprints preserved in these cranial fossils exhibits a marked sulcal complexity, especially notable in SD-2300 and makes the identification of the LS more reliable. Its posterior position in the occipital lobe is clear – about 24 mm posterior to the lambdoid suture in SD-2300 and about 30 mm in SD-1219 – and is therefore consistent with those found in AMH. There is evidence of the presence of the LS in other neandertals, although in some cases it is not entirely clear. Thus, it can be recognized in Amud, Feldhofer, La Ferrassie 1, La Quina V, Guattari 1, Spy 1 and Spy 10 (previously known as Spy 2) (Holloway et al. 2004a, and personal observation of the virtual endocasts in La Ferrassie 1, Guattari 1, Spy 1 and 10). In addition, it appears in some early *H. sapiens* as Jebel Irhoud 1 and 2, and other pre-neandertals and *Homo heidelbergensis* s.l. such as Reilingen (Dean et al. 1998), Swanscombe (Clark, 1938), Kabwe and also in African *H. erectus*, e.g. the Daka calvaria (Gilbert et al. 2009), and Asian *H. erectus*, e.g. Sangiran 17 and Trinil 2 (Holloway et al. 2004a). It has even been identified in *Homo floresiensis* (Falk et al. 2009) and *Homo naledi* (Holloway et al. 2017). In all those specimens, the LS is always located posterior to the lambdoid suture, in a variable position ranging from slightly posterior to the lambdoid suture (Trinil 2) to 5 mm (Kabwe), 16 mm (Reilingen) or > 10 mm (Guattari 1: Holloway et al. 2004a and Daka: Gilbert et al. 2009). One should be cautious with these data due to the difficulty of interpreting the imprints in endocasts of diverse quality and because of the variability and complexity of the occipital lobe. However, it seems

clear that in the genus *Homo* the LS is firmly placed in a posterior position, completing a process that probably began in the australopithecines, indicating a deep reorganization of the occipital lobe (and the other lobes) with progressive reduction of the visual cortex in hominins. An exception may be *H. naledi*, which shows a somewhat primitive pattern with a lateral and anteriorly placed LS, possibly in accordance with its small brain (Holloway et al. 2017). In El Sidrón SD-2300 and also SD-1219, this trait completely follows the trend in neandertals and other *Homo* species, and is an essentially AMH pattern, even to being present only in one of the sides, as happens in modern humans. In SD-2300 this sulcus is located around the middle of the occipital fossa, approximately equidistant from the lambdoid suture and the mid-sagittal plane (ridge of the sagittal sinus). The distances have been taken from the tip of the curve that the sulcus describes to the lambdoid suture (perpendicular); we do not know whether they are equivalent and therefore comparable to those given by Holloway et al. (2004a). If this were the case, El Sidrón specimens would exhibit the most posteriorly positioned lunate sulci (about 24 and 30 mm) of the above-mentioned cases. However, although this sulcus is always in a posterior position in those specimens, in the *Homo* genus, its location in the occipital fossa seems to be highly variable.

#### *Calcarine sulcus and primary visual cortex*

The calcarine fissure, or calcarine sulcus (CS), has also been identified in the three most complete El Sidrón occipitals, SD-2300, SD-1219 and SD-1149, but not in SD-370a. It appears as a big and wide sulcus reaching and spreading along the external surface of the occipital pole. This feature is especially clear in SD-2300 (Fig. 5A). In this specimen, the left CS is a wide and long sulcus that extends latero-caudally, decreasing in width. The right CS is clearly smaller, possibly because the imprint of the initial segment of this sulcus is covered or masked by the dominant dural sinus groove and therefore only the final part of the sulcus can be seen (Figs 2:9 and 5A).

As has been seen in the examined modern human brain hemispheres ( $n = 30$ ), the CS seldom reaches the external surface of the occipital pole, not exceeding the boundaries of the medial surface; when it does happen (~ 23%), it does not deeply penetrate the lateral surface of the occipital, unlike the three El Sidrón occipitals. Therefore, the CS appears to be larger in those specimens than in *H. sapiens*. In addition, according to Ono's categorization of the CS posterior end shape (type 1 T- or Y-shaped, type 2 single curve and type 3 single straight end; Ono et al. 1990), they can be classified as type 3 straight, which means the posterior end of the CS is relatively simple. In AMH the posterior end of the CS is quite variable, with a low incidence of type 3 straight (five of 30 cases). This particular neurological trait also differentiates *H. neanderthalensis* from *H. sapiens*.

Although the primary visual cortex (BA 17 or V1) is highly variable in size and shape among individuals, it is clearly positioned along the banks of the CS, as referred to in several studies (Amunts et al. 2000; Hinds et al. 2008; Malikovic et al. 2012). Therefore, the CS is the most predictable of the primary cortical areas (Fischl et al. 2008). Hence, variability in the shape and location of the CS would predict the variance of the V1 (Malikovic et al. 2012). In addition, the intracalcarine and extracalcarine portions of the striate area are correlated with the total volume of the striate cortex. However, according to some studies, whereas the depth of the calcarine sulcus – the intracalcarine surface area – would be a useful parameter for an estimation of the total size of the striate cortex (Gilissen & Zilles, 1996), the length would not be helpful for prediction of the BA 17 size, as depth and length of the CS grow independently in the human brain and different degrees of folding may cause variability of architectonic areas (Gilissen et al. 1995). In the three El Sidrón specimens, the CS reaches the external surface of the occipital lobe. It also penetrates deep into the lateral surface of the occipital pole and appears as a very wide sulcus, especially in SD-2300, on both sides, according to the marked bony imprints (Fig. 5A). This indicates a large CS, both in length and width. Consequently, given the close association of the striate cortex with this sulcus, the V1 surface can also be considered large. This can also be applied to the left poles of SD-1219 and SD-1149 and, to a lesser extent, to their right poles (the right CS are clearly smaller than the left ones). Moreover, the degree of extension of this sulcus in the lateral surface of the occipital region indicates a considerable depth of the sulcus. Thus, in these three cases the large length and depth of the CS suggest that the related BA 17 should also be large. This finding seems to support the hypothesis of Pearce et al. (2013) that neandertals would have had a larger visual cortex compared with AMH. In fact, if neandertals had larger orbits than AMH, as those authors state, and given that the size of the different components of the visual system are correlated and scale with each other (Schultz, 1940; Andrews et al. 1997; Stevens, 2001; Barton, 2007; Yan et al. 2009; Pearce & Bridge, 2013), it would be expected that their visual cortex would also be larger than that of AMH, in accordance with the rest of the elements of the visual system. However, it must be pointed out that this correlation, although it exists, would appear to be weaker than previously thought (Masters et al. 2015). According to these authors, the relationship between the eye/orbit complex and the cerebral gyri associated with vision is slightly weaker in comparison with some frontal lobe gyri; apparently, influential structural constraints are behind this relationship with the anterior skull, which mask the functional factors that relate the anterior and posterior aspects of the visual system (Masters, 2012; Masters et al. 2015; Pereira-Pedro et al. 2017). However, the finding by Grimaud-Hervé (1997) and Balzeau et al. (2012) of larger surface areas in



the frontal and occipital lobes in *H. erectus* and *H. neanderthalensis* than in AMH may indicate that the functional areas of this region (or at least those closely related to the surface of the occipital lobe) would also be larger than that of AMH, as is the case for the visual cortex of BA 17 and 18.

This larger V1 compared with AMH is not contradicted by the recent discovery of the *H. neanderthalensis* contributions to some areas of the brain of *H. sapiens* by gene flow (Gregory et al. 2017). Interestingly, one of the most influenced areas was the occipital region, and the visual cortex is the most clearly functional result of this interbreeding.

Contrary to Pearce and colleagues, we think that the idea of the large visual cortex of neandertals as an adaptation to low luminosity conditions at high latitudes (Pearce et al. 2013) needs to be revised. This idea is based on studies revealing that high latitude modern humans present larger visual cortices to maintain the same visual acuity as humans at other latitudes (Pearce & Dunbar, 2012; Pearce & Bridge, 2013). Given that the results of the present work have been obtained from southern neandertals, and how widespread this species is at low latitudes such as the southern European peninsulas and the Near East, it is time to look for another explanation for this particular trait.

A significant functional implication of the relatively larger size of the neandertal V1 area is that neandertals may have had relatively greater visual acuity compared with AMH, as visual acuity can be predicted from the size of the functionally defined primary visual cortex (see Boynton & Duncan, 2002; Duncan & Boynton, 2003). The relationship between visual acuity and striate cortex has also been described in monkeys (Covey & Ellis, 1967, 1969) and indicates that there may be a precise topographical arrangement within the visual pathways, with visual acuity a functional correlate of this topographical organization (Rolls & Covey, 1970; Covey & Rolls, 1974).

Finally, little can be said about the V2 area (BA 18), as it is not as closely associated with a particular sulcus as the V1 area, but since V2 surrounds V1, the V2 in El Sidrón specimens studied here probably extend beyond the LS.

#### Other sulci

The location of other occipital lobe sulci, such as the transverse, middle, inferior or lateral sulci, in the occipital surface can be considered similar to that found in AMH pattern.

#### Occipital pole fossa configuration

Results of the PCA analysis show that the supra- and infracalcarine fossae of neandertals appear to be oriented more obliquely than in *sapiens* (see Fig. 4). This particular configuration is consistent with the finding of the more asymmetrical pattern found in neandertals compared with *sapiens*, evidenced by the strong divergence of the dural sinus from the sagittal plane (Rosas et al. 2008a; Peña-Melián et al. 2011). According to those works, the deviation from the

sagittal crest of the sagittal sinus appears more pronounced in the transitional segment to the transverse sinus, which is the same inferior region of the OPF where the infracalcarine fossa is located. Therefore, all of the OPF components are shifted from the sagittal plane in a lateral direction, the upper part less so than the lower part, so they appear to be obliquely displaced compared with AMH (Fig. 4). The length of the CS and the degree of extension in the lateral surface of the OPF would seem to be consistent with this displacement of the OPF elements. Hence, in *H. sapiens* the OPF configuration could be understood as a derived character and a consequence of the process of brain globularization, which reorganized the whole encephalon not only functionally (as in the relative reduction of the visual cortex) but also topographically. Further research including other hominin species is needed to clarify this point.

#### Acknowledgements

We would like to thank the El Sidrón excavation team for their dedication to this site. We are grateful to the Editor and two anonymous referees for their useful suggestions. We are also grateful to P. Mennecier and A. Froment (Muséum National d'Histoire Naturelle Paris), R. Ziegler (Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart), C. Stringer and R. Krusynski (Natural History Museum, London), F. Spoor (University College London), E. Mbua (Kenya National Museums), L. Bondioli (Museo Nazionale Preistorico Etnografico Luigi Pigorini), R. Macchiarelli (University of Poitiers), M. Teschler-Nicola, (Naturhistorisches Museum Wien), D. Lieberman (Peabody Museum, Harvard), P. Semal (Royal Belgian Institute of Natural Sciences, Brussels), F. Schrenk (Senckenberg Museum, Frankfurt), E. Delson and S. Márquez (American Museum of Natural History and SUNY Downstate Medical Center, New York, respectively), T. Schoenemann and J. Monge (Penn State University Cranial Collection) and the NESPOS society for providing CT data. In addition, we appreciate the kindness of Professors H. and M. A. de Lumley for access to their cast collection. We also thank A. Estalrich, R. Huguet and B. Fernández-Cascón (Paleoanthropology Group, MNCN), for their support and dedicated work on the El Sidrón assemblage. This work was supported by the MINECO projects CGL2012-36682 and CGL2016-75109-P and by the Convenio CSIC-Principado de Asturias 201130E019.

#### References

- Aiello LC, Dunbar RIM (1993) Neocortex size, group size, and the evolution of language. *Curr Anthropol* **34**, 184–193.
- Allen JS, Bruss J, Damasio H (2006) Looking for the lunate sulcus: a magnetic resonance imaging study in modern humans. *Anat Rec* **288A**, 867–876.
- Alves RV, Ribas GC, Párraga RG, et al. (2012) The occipital lobe convexity sulci and gyri. *J Neurosurg* **116**, 1014–1023.
- Amunts K, Zilles K (2015) Architectonic mapping of the human brain beyond Brodmann. *Neuron* **88**, 1086–1107.
- Amunts K, Malikovic A, Mohlberg H, et al. (2000) Brodmann's areas 17 and 18 brought into stereotaxic space – where and how variable? *NeuroImage* **11**, 66–84.

- Andrews TJ, Halpern SD, Purves D (1997) Correlated size variations in human visual cortex, lateral geniculate nucleus, and optic tract. *J Transl Neurosci* **17**, 2859–2868.
- Balzeau A, Holloway RL, Grimaud-Hervé D (2012) Variations and asymmetries in regional brain surface in the genus *Homo*. *J Hum Evol* **62**, 696–706.
- Barton RA (2007) Evolutionary specialization in mammalian cortical structure. *J Evol Biol* **20**, 1504–1511.
- Bastir M, Rosas A, Lieberman DE, et al. (2008) Middle cranial fossa anatomy and the origin of modern humans. *Anat Rec* **291**, 130–140.
- Bastir M, Rosas A, García-Tabernero A, et al. (2010) Comparative morphology and morphometric assessment of the Neandertal occipital remains from the El Sidrón site (Asturias, Spain: years 2000–2008). *J Hum Evol* **58**, 68–78.
- Boynton GM, Duncan RO (2002) Visual acuity correlates with cortical magnification factors in human V1. *J Vis* **2**, 11–11.
- Brodman K (1903) Beiträge zur histologischen lokalisierung der grosshirnrinde. ii. der calcarinustyp. *J Psychol Neurol* **11**, 133–159.
- Brodman K (1909) *Vergleichende Lokalisationslehre der Großhirn-Rinde in ihren prinzipien Dargestellt auf Grund des Zellenbaues*. Leipzig: Barth.
- Bruner E (2004) Geometric morphometrics and paleoneurology: brain shape evolution in the genus *Homo*. *J Hum Evol* **47**, 279–303.
- Bruner E (2008) Comparing endocranial form and shape differences in modern humans and neandertals: a geometric approach. *PaleoAnthropology* **2008**, 93–106.
- Bruner E, Holloway RL (2010) A bivariate approach to the widening of the frontal lobes in the genus *Homo*. *J Hum Evol* **58**, 138–146.
- Bruner E, Manzi G, Arsuaga JL (2003) Encephalization and allometric trajectories in the genus *Homo*. Evidence from the Neandertal and modern lineages. *Proc Natl Acad Sci USA* **100**, 15335–15340.
- Clark WL (1938) The endocranial cast of the Swanscombe skull bones. *J R Anthropol Inst* **68**, 61–67.
- Cowey A, Ellis CM (1967) Visual acuity of rhesus and squirrel monkeys. *J Comp Physiol Psychol* **64**, 80–84.
- Cowey A, Ellis CM (1969) The cortical representation of the retina in squirrel and rhesus monkeys and its relation to visual acuity. *Exp Neurol* **24**, 374–385.
- Cowey A, Rolls ET (1974) Human cortical magnification factor and its relation to visual acuity. *Exp Brain Res* **21**, 447–454.
- Dart RA (1925) *Australopithecus africanus*: the man-ape of South Africa. *Nature* **115**, 195–199.
- Dean D, Hublin J-J, Holloway R, et al. (1998) On the phylogenetic position of the pre-Neandertal specimen from Reilingen, Germany. *J Hum Evol* **98**, 485–508.
- Dunbar RIM (1992) Neocortex size as a constraint on group size in primates. *J Hum Evol* **22**, 469–493.
- Dunbar RIM, Shultz S (2007) Evolution in the social brain. *Science* **317**, 1344–1347.
- Duncan RO, Boynton GM (2003) Cortical magnification within human primary visual cortex correlates with acuity thresholds. *Neuron* **38**, 659–671.
- Duvernoy HM (1991) *The Human Brain: Surface, Three-Dimensional Sectional Anatomy with MRI, Blood Supply*. Vienna: Springer.
- Falk D (1980) A reanalysis of the South African australopithecine natural endocasts. *Am J Phys Anthropol* **53**, 525–539.
- Falk D (1983) The Taung endocast: a reply to Holloway. *Am J Phys Anthropol* **60**, 479–489.
- Falk D (1985a) Apples, oranges, and the lunatic sulcus. *Am J Phys Anthropol* **67**, 313–315.
- Falk D (1985b) Hadar AL 162-28 endocast as evidence that brain enlargement preceded cortical reorganization in hominid evolution. *Nature* **313**, 45–47.
- Falk D (2014) Interpreting sulci on hominin endocasts: old hypotheses and new findings. *Front Hum Neurosci* **8**, 134.
- Falk D, Hildebolt C, Smith K, et al. (2009) LB1's virtual endocast, microcephaly, and hominin brain evolution. *J Hum Evol* **57**, 597–607.
- Falk D, Lepore FE, Noe A (2013) The cerebral cortex of Albert Einstein: a description and preliminary analysis of unpublished photographs. *Brain* **136**, 1304–1327.
- Fischl B, Rajendran N, Busa E, et al. (2008) Cortical folding patterns and predicting cytoarchitecture. *Cereb Cortex* **18**, 1973–1980.
- Gilbert WH, Holloway RL, Kubo D, et al. (2009) Tomographic analysis of the Daka calvaria. In: *Homo Erectus* (eds Gilbert WH, Asfaw B). Berkeley: University of California Press.
- Gilissen E, Zilles K (1996) The calcarine sulcus as an estimate of the total volume of human striate cortex: a morphometric study of reliability and intersubject variability. *J Brain Res* **37**, 57–66.
- Gilissen E, Iba-Zizen M, Stievenart J, et al. (1995) Is the length of the calcarine sulcus associated with the size of the human visual cortex? A morphometric study with magnetic resonance tomography. *J Brain Res* **36**, 451–459.
- Gregory MD, Kippenhan JS, Eisenberg DP, et al. (2017) Neandertal-derived genetic variation shapes modern human cranium and brain. *Sci Rep* **7**, 6308.
- Grimaud-Hervé D (1997) *L'Évolution de l'Encéphale chez Homo Erectus et Homo Sapiens: Exemples de L'Asie et de L'Europe*. Paris: CNRS.
- Hinds OP, Rajendran N, Polimeni JR, et al. (2008) Accurate prediction of V1 location from cortical folds in a surface coordinate system. *NeuroImage* **39**, 1585–1599.
- Hinds O, Polimeni JR, Rajendran N, et al. (2009) Locating the functional and anatomical boundaries of human primary visual cortex. *NeuroImage* **46**, 915–922.
- Holloway RL (1981) Revisiting the South African Taung australopithecine endocast: the position of the lunatic sulcus as determined by the stereoplotting technique. *Am J Phys Anthropol* **56**, 43–58.
- Holloway RL (1984) The taung endocast and the lunatic sulcus: a rejection of the hypothesis of its anterior position. *Am J Phys Anthropol* **64**, 285–287.
- Holloway RL (1991) On Falk's 1989 accusations regarding Holloway's study of the Taung endocast: a reply. *Am J Phys Anthropol* **84**, 87–88.
- Holloway RL, de LaCoste-Lareymondie MC (1982) Brain endocast asymmetry in pongids and hominids: some preliminary findings on the paleontology of cerebral dominance. *Am J Phys Anthropol* **58**, 101–110.
- Holloway RL, Schoenemann PT (2014) The occipital lobes of Neandertal brains, orbit size, and cognition: what is the evidence for Neandertal cognitive inferiority? *Am J Phys Anthropol* **153**, 143–144.
- Holloway RL, Broadfield DC, Yuan MS (2001) *Revisiting Australopithecine Visual Striate Cortex: Newer Data from*



- Chimpanzee and Human Brains Suggest It Could Have Been Reduced during Australopithecine Times*. New York: Cambridge University Press.
- Holloway RL, Broadfield DC, Yuan MS (2003) Morphology and histology of chimpanzee primary visual striate cortex indicate that brain reorganization predated brain expansion in early hominid evolution. *Anat Rec A Discov Mol Cell Evol Biol* **273A**, 594–602.
- Holloway RL, Broadfield DC, Yuan MS (2004a) *The Human Fossil Record. Volume III: Brain Endocasts*. Hoboken: John Wiley & Sons.
- Holloway RL, Clarke RJ, Tobias PV (2004b) Posterior lunette sulcus in *Australopithecus africanus*: was Dart right? *CR Palevol* **3**, 287–293.
- Holloway RL, Hurst S, Garvin HM, et al. (2017) *Homo naledi* posterior endocasts and their significance for understanding brain reorganization. *Am J Phys Anthropol* **162**, 220.
- Iaria G, Petrides M (2007) Occipital sulci of the human brain: variability and probability maps. *J Comp Neurol* **501**, 243–259.
- Joffe TH, Dunbar RIM (1997) Visual and socio-cognitive information processing in primate brain evolution. *Proc Biol Soc*, **264**, 1303–1307.
- Lieberman DE, McBratney BM, Krovitz G (2002) The evolution and development of cranial form in *Homo sapiens*. *Proc Natl Acad Sci USA* **99**, 1134–1139.
- Malikovic A, Vucetic B, Milisavljevic M, et al. (2012) Occipital sulci of the human brain: variability and morphometry. *Anat Sci Int* **87**, 61–70.
- Masters MP (2012) Relative size of the eye and orbit: an evolutionary and craniofacial constraint model for examining the etiology and disparate incidence of juvenile-onset myopia in humans. *Med Hypotheses* **78**, 649–656.
- Masters M, Bruner E, Queer S, et al. (2015) Analysis of the volumetric relationship among human ocular, orbital and fronto-occipital cortical morphology. *J Anat* **227**, 460–473.
- Ono M, Kubik S, Abarnathey CD (1990) *Atlas of the Cerebral Sulci*. New York: Thieme Medical Publishers.
- Pearce E, Bridge H (2013) Is orbital volume associated with eyeball and visual cortex volume in humans? *Ann Hum Biol* **40**, 531–540.
- Pearce E, Dunbar R (2012) Latitudinal variation in light levels drives human visual system size. *Biol Lett* **8**, 90–93.
- Pearce E, Stringer C, Dunbar RIM (2013) New insights into differences in brain organization between Neanderthals and anatomically modern humans. *Proc Biol Sci* **280**, 20130168.
- Peña-Melián A, Rosas A, García-Tabernero A, et al. (2011) Paleoneurology of two new Neandertal occipitals from El Sidrón (Asturias, Spain) in the context of *Homo* endocranial evolution. *Anat Rec (Hoboken)* **294**, 1370–1381.
- Pereira-Pedro AS, Masters M, Bruner E (2017) Shape analysis of spatial relationships between orbito-ocular and endocranial structures in modern humans and fossil hominids. *J Anat* **231**, 947–960.
- Pérez-Barbería FJ, Shultz S, Dunbar RIM, et al. (2007) Evidence for coevolution of sociality and relative brain size in three orders of mammals. *Evolution* **61**, 2811–2821.
- Rolls ET, Cowey A (1970) Topography of the retina and striate cortex and its relationship to visual acuity in rhesus monkeys and squirrel monkeys. *Exp Brain Res* **10**, 298–310.
- Rosas A, Martínez-Maza C, Bastir M, et al. (2006) Paleobiology and comparative morphology of a late Neandertal sample from El Sidron, Asturias, Spain. *PNAS* **103**, 19266–19271.
- Rosas A, Peña-Melián A, García-Tabernero A, et al. (2008a) Endocranial occipito-temporal anatomy of SD-1219 from the Neandertal El Sidrón site (Asturias, Spain). *Anat Rec* **291**, 502–512.
- Rosas A, Bastir M, García-Tabernero A, et al. (2008b) Comparative morphology and morphometric assessment of the occipitals from the El Sidrón Neanderthals (Asturias, Northern Spain). *Am J Phys Anthropol* **135**, 182.
- Rosas A, Estalrich A, García-Vargas S, et al. (2013) Identification of Neandertal individuals in fragmentary fossil assemblages by means of tooth associations: the case of El Sidrón (Asturias, Spain). *CR Palevol* **12**, 279–291.
- Rosas A, Peña-Melián A, García-Tabernero A, Bastir M, de La Rasilla M (2014) Temporal Lobe Sulcal Pattern and the Bony Impressions in the Middle Cranial Fossa: The Case of the El Sidrón (Spain) Neandertal Sample. *The Anatomical Record* **297**, 2331–2341.
- Rosas A, Ríos L, Estalrich A, et al. (2017) The growth pattern of Neandertals, reconstructed from a juvenile skeleton from El Sidrón (Spain). *Science* **357**, 1282–1287.
- Schultz AH (1940) The size of the orbit and of the eye in primates. *Am J Phys Anthropol* **26**, 389–408.
- Shultz S, Dunbar R (2010) Encephalization is not a universal macroevolutionary phenomenon in mammals but is associated with sociality. *Proc Natl Acad Sci USA* **107**, 21582–21586.
- Smith GE (1903) The so-called affenspalte in the human (Egyptian) brain. *Ann Anat* **24**, 74–83.
- Smith GE (1904a) The morphology of the occipital region of the cerebral hemisphere in man and the apes. *Ann Anat* **24**, 436–447.
- Smith GE (1904b) The morphology of the retrocalcarine region of the cerebral cortex. *Proc R Soc Lond* **73**, 59–65.
- Stevens CF (2001) An evolutionary scaling law for the primate visual system and its basis in cortical function. *Nature* **411**, 193–195.
- de Torres T, Ortiz J, Grün R, et al. (2010) Dating of the hominid (*Homo neanderthalensis*) remains accumulation from El Sidrón cave (Piloña, Asturias, North Spain): an example of multi-methodological approach to the dating of Upper Pleistocene sites. *Archaeometry* **52**, 680–705.
- Traynor S, Gurtov AN, Senjem JH, et al. (2015) Assessing eye orbits as predictors of Neandertal group size. *Am J Phys Anthropol* **157**, 680–683.
- Wood RE, Higham TFG, De Torres T, et al. (2013) A new date for the neanderthals from El Sidrón cave (Asturias, northern Spain). *Archaeometry* **55**, 148–158.
- Yan T, Jin F, Wu J (2009) Correlated size variations measured in human visual cortex V1/V2/V3 with functional MRI. In: *Brain Informatics: International Conference, BI 2009 Beijing, China, 22–24 October, 2009 Proceedings* (eds Zhong N, Li K, Lu S, Chen L), pp. 36–44, Berlin: Springer.

### 3.4. LÓBULOS TEMPORALES

Los resultados sobre los lóbulos temporales se recogen en los siguientes trabajos donde se describe en detalle la cara endocraneal de los restos temporales de El Sidrón, se estudia la correspondencia entre las huellas óseas y circunvoluciones de la fosa temporal, junto con aspectos vasculares de la circulación venosa, como el seno petroescamoso. Además se compara la configuración de los principales surcos y giros entre neandertales y sapiens y se ofrece un análisis comparativo de la disposición del lóbulo temporal, y especialmente de la orientación del polo, entre esas dos especies.

Rosas A, Peña-Melián A, **García-Tabernero A**, Bastir M, de La Rasilla M (2014) Temporal Lobe Sulcal Pattern and the Bony Impressions in the Middle Cranial Fossa: The Case of the El Sidrón (Spain) Neandertal Sample. *The Anatomical Record* 297: 2331-2341.  
DOI: 10.1002/ar.22957

Rosas A, Peña-Melían A, **García-Tabernero A**, Bastir M, de la Rasilla M (2013) Temporal lobe surface anatomy and the bony relieves in the middle cranial fossa. The case of the El Sidrón (Spain) Neandertal sample. In 3rd Annual Meeting of the ESHE (European Society for the Study of Human Evolution), pp. 192. Vienna (Austria).

# Temporal Lobe Sulcal Pattern and the Bony Impressions in the Middle Cranial Fossa: The Case of the El Sidrón (Spain) Neandertal Sample

ANTONIO ROSAS,<sup>1\*</sup> ANGEL PEÑA-MELIÁN,<sup>2</sup> ANTONIO GARCÍA-TABERNERO,<sup>1</sup> MARKUS BASTIR,<sup>1</sup> AND MARCO DE LA RASILLA<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Department of Paleobiology, Paleoanthropology Group MNCN-CSIC, Museo Nacional de Ciencias Naturales-CSIC, Calle José Gutiérrez Abascal 2, 28006 Madrid, Spain

<sup>2</sup>Departamento de Anatomía y Embriología Humana I, Facultad de Medicina, Universidad Complutense de Madrid, 28040 Madrid, Spain

<sup>3</sup>Departamento de Historia, Área de Prehistoria, Universidad de Oviedo, Calle Teniente Alfonso Martínez s/n, 33011 Oviedo, Spain

---

---

## ABSTRACT

Correspondence between temporal lobe sulcal pattern and bony impressions on the middle cranial fossae (MCF) was analyzed. MCF bone remains (SD-359, SD-315, and SD-1219) from the El Sidrón (Spain) neandertal site are analyzed in this context. Direct comparison of the soft and hard tissues from the same individual was studied by means of: 1) dissection of two human heads; 2) optic (white light) surface scans; 3) computed tomography and magnetic resonance of the same head. The inferior temporal sulcus and gyrus are the features most strongly influencing MCF bone surface. The Superior temporal sulcus and middle temporal and fusiform gyri also leave imprints. Temporal lobe form differs between *Homo sapiens* and neandertals. A wider and larger post-arcuate fossa (posterior limit of Brodmann area 20 and the anterior portion of area 37) is present in modern humans as compared to neandertals. However other traits of the MCF surface are similar in these two large-brained human groups. A conspicuous variation is appreciated in the more vertical location of the inferior temporal gyrus in *H. sapiens*. In parallel, structures of the lower surface of the temporal lobe are more sagittally orientated. Grooves accommodating the fusiform and the lower temporal sulci become grossly parallel to the temporal squama. These differences can be understood within the context of a supero-lateral deployment of the lobe in *H. sapiens*, a pattern previously identified (Bastir et al., Nat Commun 2 (2011) 588–595). Regarding dural sinus pattern, a higher incidence of petrosquamous sinus is detected in neandertal samples. Anat Rec, 297:2331–2341, 2014. © 2014 Wiley Periodicals, Inc.

**Key words:** middle cranial fossa; temporal lobe; Neandertal; cerebral gyri; geometric morphometrics

---

---

Grant sponsor: Ministerio de Economía y Competitividad of Spain; Grant numbers: CGL 2012–36682 and CGL2012–37279; Grant sponsor: Convenio Consejería de Cultura-Universidad de Oviedo; Grant number: CN-09–084; Grant sponsor: Convenio Universidad de Oviedo-CSIC; Grant number: 060501040023. Grant sponsor: Consejería de Cultura del Principado de Asturias.

\*Correspondence to: Antonio Rosas, Department of Paleobiology. Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC). C/ José

Gutiérrez Abascal 2, 28006 Madrid (Spain). Fax: (34) 915-645078, E-mail: arosas@mncn.csic.es

Received 11 October 2013; Accepted 8 May 2014.

DOI 10.1002/ar.22957

Published online 19 June 2014 in Wiley Online Library (wileyonlinelibrary.com).



## INTRODUCTION

Presently, it is recognized that brain increase has experienced parallel evolution in different lineages of the genus *Homo*, for example, *Homo sapiens* (*H. sapiens*) and *Homo neanderthalensis*. However, brains of modern humans and neandertals present substantial organizational differences of the parietal, occipital, and temporal lobes. For example, Bruner (2010) identified such constructional differences in the parietal area while Balzeau et al. (2012) found that neandertal occipital lobes are relatively larger than those of modern humans. Recently, other differences have been detected. Thus, the visual system of neandertals is significantly larger than modern humans, with larger occipital visual areas (Pearce et al., 2013). In addition, Bastir et al. (2011) has shown that temporal poles are relatively larger in modern humans than in neandertals and other fossil hominins, but also that such enlargement is related to the temporal poles' forward projection relative to the midline. Functionally, the inferior temporal and fusiform gyri present ways of direct connection with the occipital visual areas. It is well known that, distally located visual areas can evolve in a coordinated mode, and independently of other functional areas (Barton, 2007). It could be expected that temporal visual areas were proportionally larger in neandertals as compared to modern humans.

The apomorphic condition of the modern human temporal lobes is also expressed in a comparatively wider lobe [even though neandertals and modern humans, both large-brained species, show an increment in the middle cranial fossa (MCF) width]. In modern humans, the increase in the temporal lobe width has occurred medially in the area of the anterior-most poles, as well as superolaterally. Therefore, the modern humans' temporal poles appear relatively wider, higher, longer, and also projected forward relative to the midline (Bastir et al., 2011). Differing from modern humans, the evolution of the temporal lobes shape in neandertals does not include that relative elongation and the forwards deformation. Although there is an increase in relative width, the MCF poles (similar to the primitive condition), continue vertically low. This retention of the low position of the temporal poles, together with the relative length, could be interpreted as structural elements according to the Bruner et al. (2003) hypothesis of an archaic pattern of neandertal encephalization.

In this context, the size and shape (structural) differences detected in the temporal lobe of *H. sapiens* could also imply differences in the cortical folding and sulcal pattern, as compared with other *Homo* species, and perhaps also on the drainage pattern of the dura mater sinuses. We want to test this hypothesis and pose the question: do temporal lobe structural differences have any reflection on its pattern of gyri and convolutions?

Temporal lobes are housed within the MCF, upon whose surface a large number of bony impressions can be appreciated. These impressions are originated from the adaptation of the internal surface of the cranial base to the sulci and gyri of the lower and lateral brain. The largely reabsorptive nature of growth dynamics at the cranial base (Duterloo and Enlow, 1970; Enlow, 1990) leads to the partial imprinting the cerebral surface on the cranial fossae and gives a process basis to this adaptation.

Presently, there is not a good and precise description of the correspondence between the cerebral sulcal pattern and the bony impressions of the MCF. So in this context, a more accurate knowledge of these correspondences is welcome.

In this work, size and external configuration of the temporal lobe are explored by means of a series of methodologies that allow the direct comparison of brain and cranial base in the same individual. On this basis, a detailed analysis of the physical correspondence between brain external anatomy of the temporal lobe (sulcal pattern) and the bony impressions on the middle cranial fossae was performed in order to describe and compare new temporal bone remains found at the El Sidrón (Asturias, Spain) neandertal site (Rosas et al., 2012).

## MATERIAL AND METHODS

Internal aspect of three MCF fragments (mostly temporal bone) belonging to different individuals from the El Sidrón (Asturias, Spain) site, labeled SD-359, SD-315 and SD-1219, are described. The age of the bone assemblage has been estimated at 49 kya (de Torres et al., 2010; Wood et al., 2013). The minimum number of individuals identified at the site is 13 (Rosas et al., 2012, 2013).

Original fossil are compared to a large series of neandertal fossils. Dry skulls of the Oloriz Collection (Department of Human Anatomy and Embryology I, UCM, Spain, [http://www.ucm.es/info/museoana/Colecciones/Craneos/index\\_english.htm](http://www.ucm.es/info/museoana/Colecciones/Craneos/index_english.htm)) (see also Rosas et al., 2008; Peña-Melián et al., 2011) have been used as a reference sample for modern human variation.

Physical correspondence between brain external anatomy of the temporal lobe (sulcal pattern) and the bony impressions on the MCF was assessed by means of three different and successive methods, based on the direct comparison of the soft (neuronal) and hard (bone) tissues from the same individuals. 1) We dissected two human heads at the Department of Human Anatomy and Embryology I (UCM). Visual inspections were recorded, and once the dura mater was removed, both left brain surface and MCF were molded with high resolution silicone mold making rubber. Positive molds of polyurethane were used to explore morphological correspondence.

Positive cast of the molds was used to fit bone and brain surface, helping to define correspondence with staining of different colors for each anatomical detail (both sulcus and bony crests or fossae). Several direct and consistent correspondences were found. Sulcal pattern terminology follows Ono et al. (1991). Regarding osseous detailed anatomy we follow Grimaud-Hervé (1997), together with new nomina introduced for previously unconsidered characters. In parallel, a large collection of crania with opened calvaria, virtual specimens as well as reference books (Grimaud-Hervé, 1997; Holloway et al., 2004) was used for direct assessment of hard tissue variability.

Superposition of both brain and bone tissues was also explored using digital methods: 2) optic surface scans, 3) computed tomography (CT) combined with magnetic resonance (MRI) scans. Two additional heads were submitted to CT and MRI. Amira 4.0 (Visualization Sciences Group) has been used for processing both CT and MRI image datasets, registering them by semiautomatic



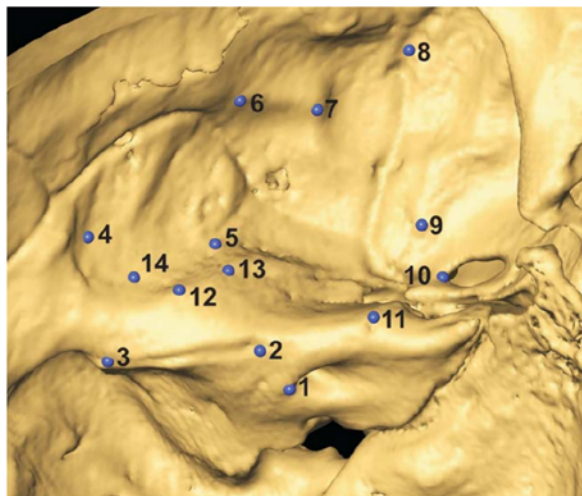


Fig. 1. Landmarks used in the PCA analysis: 1: Internal acoustic meatus, lateral border. 2: Medial end of the groove for the superior petrosal canal. 3: Lateral end of the groove for the superior petrosal canal. 4: Deepest point of the petro-squamous fossa usually located close to the parietal notch. 5: Contact of the petrous and the temporal squama at a perpendicular projection from the middle point of the groove for the superior petrosal canal. 6: Crest corresponding to the inferior temporal sulcus at a perpendicular projection from the middle point of the groove for the superior petrosal canal. 7: Crest corresponding to the inferior temporal sulcus at a perpendicular projection from the anterior point of the groove for the superior petrosal canal. 8: Deepest point on the eseno-temporal suture. 9: Star-shaped eminence. A positive bony relief corresponding to segment of the inferior temporal sulcus, usually a crest with two or three radiations, located laterally to the foramen spinosum. 10: Foramen spinosum, posterior end. 11: Post trigeminal eminence- prominence located on the anterior border of the petrous part, lateral to the depression for the trigeminal ganglion (or apex of the petrous part). 12: Primary arcuate eminence. Arcuate point. 13: Anterior limit of the crest corresponding to the occipito-temporal sulcus. 14: Secondary arcuate eminence. Occasionally present in some specimens, but in cases higher than the primary.

methods by means of matching up the corresponding slices on the basis of the bony structures. Some error sources could be the overall decrease in brain size due to natural aging and also to the preservation processes (fixation with formaldehyde).

Geometric morphometrics analyses were performed in order to clarify spatial variation of the MCF. Fourteen landmarks were defined and digitized (Fig. 1) on 20 neandertals and 20 modern human CT scans. These landmarks were selected according to the capability to quantify relevant and homologizable features of endocranial bone morphology. These landmarks try to capture the morphology of the sulci and gyri of the temporal lobe, so they reflect not only osteological variation, but also variation related to soft-tissue structures (brain surface impressions). Standard Procrustes methods were used for shape analysis (Rohlf and Slice, 1990; Bookstein, 1991; O'Higgins, 2000). During generalized Procrustes analysis, the landmark configurations are translated to common origin, scaled to unit centroid size, and then rotated iteratively according to a best-fit criterion that minimizes overall Procrustes distance. Centroid size is used as a size measurement (i.e., the square

root of the sum of squared distances of all landmarks to the centroid of the object). The metrics of shape are Procrustes distances ( $d$ ), defined as the square root of the summed squared distances between Procrustes registered landmark configurations (Bookstein, 1991). Shape and size data were obtained and analyzed by Principal Components Analysis using Morphologika 2.5 software (O'Higgins, 2000), (ET-software; Evan Society, 2010) and MorphoJ integrated software package (Klingenberg, 2011).

The fossil specimens used in this study were: Le Moustier 1, La Ferrassie 1, La Chapelle-aux-Saints, Guattari 1, Spy I, Spy II, Gibraltar 1, Amud, Krapina 1, Krapina 3, together with 12 modern human skulls (Oloriz Collection).

## RESULTS

### Anatomical Findings in Human Dissected Material

A close correspondence among the individual sulcal pattern (*sensu* Ono et al., 1990) and the bony impressions of the MCF were detected (Figs. 2 and 3). The sylvian fissure does not leave any mark on the temporal bone and the superior temporal gyrus hardly leaves imprints. Superiorly, impressions located higher on the squama corresponds to the superior temporal sulcus. On the floor of the MCF, only the inferior temporal gyrus and part of the fusiform gyrus come into contact with the bone. The parahippocampal gyrus does not leave any imprint. The inferior temporal sulcus and the inferior temporal gyrus are the cerebral structures that most strongly influence the underlying MCF surface morphology. The superior temporal sulcus, the middle temporal gyrus, the occipitotemporal sulcus, and the fusiform gyrus also leave close imprints on the endocranial surface.

Temporal lobe surface impressions show a direct and consistent pattern of marks. Thus, longitudinal sulci produce longitudinal crests. In cases where longitudinal sulci are interrupted by transversal segments (e.g., vertical), a triangular-shaped bony imprint emerges usually. This is often found in the middle part of the inferior temporal gyrus, giving rise to the angular crests. Also, a confluence of sulci occurs at the lateral side of the temporal lobe, giving rise to a bony prominence, of variable form, but often with a shape of star that we call the star-shaped prominence.

For the sake of clarity in the description of features, the MCF was divided into four regions: 1) temporal squama, 2) region of the temporal pole, 3) anterior (or cerebral) surface of the petrosal pyramid, and 4) basal region around the oval foramen.

**Temporal squama.** The squama is a region of the MCF that records a large number of crests and fossae, which are highly variable. There are marked impressions matching the superior and inferior temporal sulci, as well as impressions matching middle and inferior temporal gyri. The limit of the bone remodeling fields: deposition (superior) and resorption (inferior) are located *grosso modo* in the line of the superior temporal sulcus.

The superior temporal sulci is evidenced by means of a highly variable series of crests discontinuously located



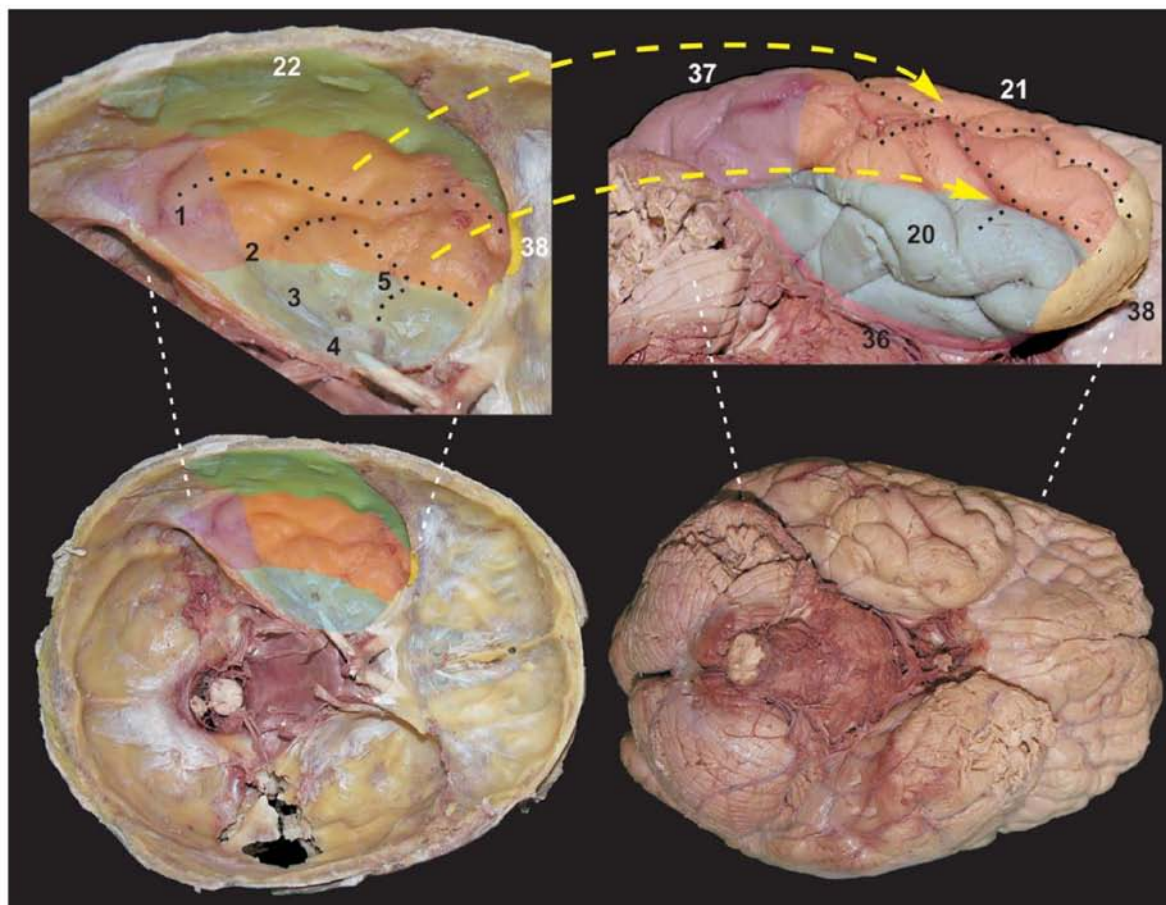


Fig. 2. The inferior temporal sulcus and the inferior temporal gyrus are the cerebral structures that most strongly influence the underlying bone surface. The superior temporal sulcus, the middle temporal gyrus, and the fusiform gyrus also leave close matching on the endo-

cranial surface. 1: post-arcuate fossa, 2: occipito-temporal crest, 3: fusiform fossa, 4: post-trigeminal eminence. 5: star-shaped prominence. Brodmann areas 20, 21, 22, 36, 37, and 38 are shown in the temporal lobe and its projection on the MCF, numbered and colored.

from the pole region to the distal end of the temporal squama, where its position coincides with the vertical projection of the lateral sulcus (sylvian fissure) bifurcation.

The inferior temporal sulcus leaves some imprints in a variable series of crests located in the middle-lower part of the squama. In the anterior end, impressions of the inferior temporal sulcus may reach the pole region, whereas the most posterior ones are located in the postero-lateral border of the pyramid crest. Depending on the number of interruptions of the inferior temporal sulcus (*sensu* Ono et al., 1990), a series of crests of longitudinal and/or oblique orientation can be identified, which in turn delineate some fossae, variably defined, which correspond to segments of the inferior temporal gyrus. An anterior segment corresponds to the Brodmann area 20 (Brodmann, 1909) (Fig. 2), and a posterior segment corresponds to the Brodmann area 37. The posterior portion of the area 20 is housed in a well defined and constant bony depression, located at the lateral lobe of the arcuate eminence, and we name this structure post-arcuate fossa. Posterior to it, there can be a crest

which delimits the most anterior portion of the Brodmann area 37 (Fig. 2).

**Region of the temporal pole.** It corresponds to the cerebral surface of the greater wing of the sphenoid, usually covered by the lesser wings. Brodmann area 38 is located on it (Fig. 2).

The bony impressions in this region of the MCF are variable. On its supero-lateral portion, crests left by the superior temporal sulcus can be found. On its middle portion, crests appear that may correspond to the inferior temporal sulcus, whereas in its most basal are, close to the oval foramen region, impressions can be identified that correspond to the parallel segment of the inferior temporal sulcus. Between the crests left by temporal sulci fossae of variable depth are located, corresponding to the middle and inferior temporal gyri.

**Anterior (cerebral) aspect of the petrous pyramid.** The area of the temporal lobe which contacts to a bone support includes: basal part of the inferior



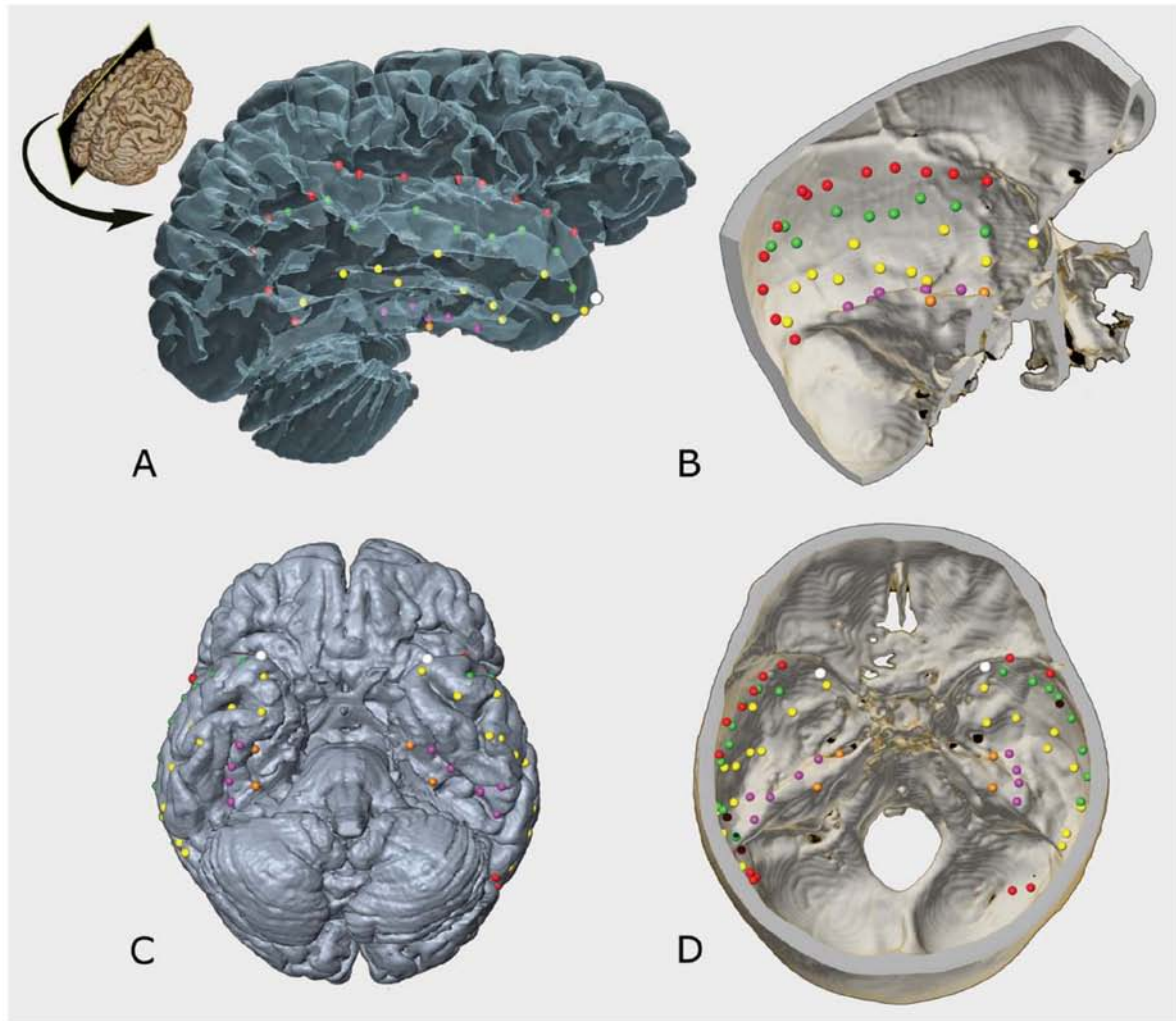


Fig. 3. Correspondences between hard and soft tissues. **A:** left temporal lobe (parasagittal cut, seen from inside the skull) showing the Sylvian fissure (red landmarks), superior temporal sulcus (green landmarks), inferior temporal sulcus (yellow landmarks), temporal pole (white landmarks), occipitotemporal sulcus (purple landmarks) and col-

lateral sulcus (orange landmarks). **B:** left temporal fossa. **C:** basal view of an encephalon, showing the sulci and gyri of both temporal lobes. **D:** endocranial view of a skull together with the landmarks sets of the temporal lobes. Note the correspondence between sulci and bony relieves.

temporal gyrus, anterior half of the occipito-temporal sulcus and the anterior half of the fusiform gyrus.

The inferior temporal gyrus rests upon the posterior margin of the arcuate eminence. This latter structure is, in turn, run by a crest of an anterior-lateral orientation which matches with the occipito-temporal sulcus, here named as occipito-temporal crest (Fig. 2).

On the other side, the fusiform gyrus rests upon the anterior margin of the arcuate eminence. Occasionally, it forms a depression or groove here named as fusiform fossa (Fig. 2). In the anterior end of the petrous pyramid a second eminence is found, of a lesser relief, located between the fusiform fossa and the trigeminal cave. We call the relief, upon which the anterior portion of the fusiform gyrus rests post-trigeminal eminence (Fig. 2).

**Region of the oval foramen.** An area located around the oval and spinosum foramina can be distinguished within the MCF, upon which the most anterior portion of the inferior temporal gyrus rests.

Lateral to the oval foramen, and located on the spheno-squamosal suture, is located a bony elevation, from which radiate small crests of variable extends and number from its top star-shaped prominence), and was present in all analyzed skulls, either in modern humans or in neandertals. The star-shaped prominence corresponds to a secondary segment of the inferior temporal sulcus, running parallel to it (Fig. 2). This secondary segment is variable in deepness and configuration but it always leaves a relief in the region of the foramina.

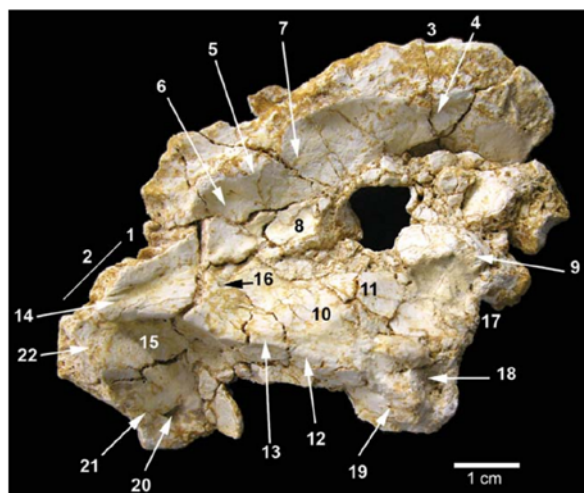


Fig. 4. Internal view of El Sidrón specimen SD-359: 1: Parietal incisura; 2: Parietomastoid suture; 3: Squamosal suture; 4: Middle meningeal artery groove; 5: Print of a collateral branch of the inferior temporal sulcus; 6: Fossa of the inferior temporal gyrus (Brodmann area 37); 7: Fossa of the inferior temporal gyrus (Brodmann area 20); 8: Groove of the inferior border of the inferior temporal gyrus; 9: Star-shaped eminence; 10: Arcuate eminence; 11: Tegmen tympani; 12: Anterior border of the petrous pyramid; 13: Superior petrosal sinus groove; 14: Petrosquamous sinus groove; 15: Sigmoid sinus groove; 16: Foramen for a branch of the middle meningeal vein; 17: Carotid canal; 18: Internal acoustic meatus; 19: Vestibular aqueduct; 20: Mastoid foramen; 21: Cerebellar fossa; 22: Ridge for the attachment of the tentorium cerebelli.

### Description of the Internal Aspect Features of the El Sidrón Temporal Bones

**SD-359.** *State of preservation.* The specimen SD-359 is a left temporal bone taphonomically distorted, with a cracked surface (Fig. 4). It preserves an almost complete squama, but with a highly fragmented part articulating with the greater wing of the sphenoid. The petrosal pyramid is present though its anterior third and part of its posterior side are missing. A perforation of taphonomical origin is present in the middle of the squama. Size of the bone is relatively small, perhaps belonging to an adult female. A detailed location of anatomical features is recorded in Fig. 1.

**Squama.** The incisura parietal can be observed in the posterior area (Fig. 4-1). Also the parietomastoid suture is visible in this area (Fig. 4-2). On the squama, the beveled of the petrosquamous suture can be observed but not its typical crests and indentations (Fig. 4-3). At the anterior and superior region, the middle meningeal artery and associated veins groove (anterior branch) can be appreciated (Fig. 4-4). Posterior to this groove, the imprint of a collateral branch of the inferior temporal sulcus is visible (Fig. 4-5). Two fossae separate this crest, one is posteriorly located and corresponds to the temporal inferior gyrus, in a position where Brodmann area 37 is located (Fig. 4-6). The other fossa, anteriorly located, coincides with Brodmann area 20 (Fig. 4-7). Inferior to these details, a groove is appreciated (Fig. 4-8), which corresponds to the inferior border of the inferior temporal gyrus, located between the

squama and petrosal portion. This groove is forwardly extended and makes the vertex of an ample dihedral angle between the anterior face of the petrosal portion and the squama. In the anterior and inferior region of the squama, the star-shaped eminence can be observed (Fig. 4-9). This is the imprint of a radial branch of the inferior temporal sulcus, at the surroundings of the temporal pole.

**Anterior (or cerebral) aspect of the petrous portion.** The arcuate eminence appears as a weak protuberance located in the middle area of this aspect (Fig. 4-10). Anteriorly, and slightly lateral, the *tegmen tympani* can be appreciated (Fig. 4-11). The anterior border of the petrous portion (pyramidal crest) (Fig. 4-12) extends all along the petrous pyramid, lodging the groove for the superior petrosal sinus (Fig. 4-13). Posteriorly, the petrosquamous sinus groove (Fig. 4-14) connects with the start of the sigmoid sinus groove (Fig. 4-15).

A foramen for a branch of the middle meningeal vein (Fig. 4-16) can be observed between the arcuate eminence and the petrosquamous sinus groove. In the anterior portion of the petrous pyramid fragment, and slightly lateral, close to the star-shaped eminence, a concavity is observed (Fig. 4-17), which may correspond to the inner opening of the carotid canal.

**Posterior (or cerebellar) aspect.** Because of its bad preservation, only the internal acoustic meatus and ductus can be appreciated anteriorly, which are filled with sediment (Fig. 4-18). Inferior and posterior to it, a notch corresponding to the vestibular aqueduct is present (Fig. 4-19). Posteriorly, and located in the mastoid region, a wide groove for the left sigmoid sinus is visible (Fig. 4-15), upon which a mastoid foramen is located (Fig. 4-20). This foramen is usually located on the occipitomastoid suture; the lateral portion to the mastoid foramen belongs to the cerebellar fossa of the occipital bone (Fig. 4-21). At the start of the inner side of the sigmoid sinus groove, some crests for the attachment of the tentorium cerebelli are present (Fig. 4-22).

**SD-315.** *State of preservation.* SD-315 is a fragment of a left MCF, mostly temporal bone, including the lower half of the squama and most of the petrous pyramid, the anterior (apex) end of which is missing (Fig. 5A,B). Anterior to the squama, remnants of greater wing of the sphenoid bone are preserved. The sphenosquamous suture may be appreciated (Fig. 5A-1). Also, a notch resulting from the absence of the wall separating foramina ovale and spinosum is present (Fig. 5A-2). SD-315 also preserves a small portion of the mastoid process, adjacent to the base of the petrous pyramid (Fig. 5B-1).

**Squama.** The parietal incisura is appreciated at the posterior portion of SD-315 (Fig. 5A-3), whereas the articular suture for the greater wing of the sphenoid is clearly visible in the anterior portion of the specimen (Fig. 5A-1). On the endocranial surface, two blunt crests are observed, one is located anterior y vertical (Fig. 5A-4), while the other one is backwardly placed, larger and horizontal, parallel to the greater axis of the petrosal pyramid (Fig. 5A-5). These two crests are separated by a wide but short groove (Fig. 5A-6), corresponding to middle meningeal groove. These crests delimit two ample fossae, imprints of the inferior temporal gyrus (Fig. 5A-7



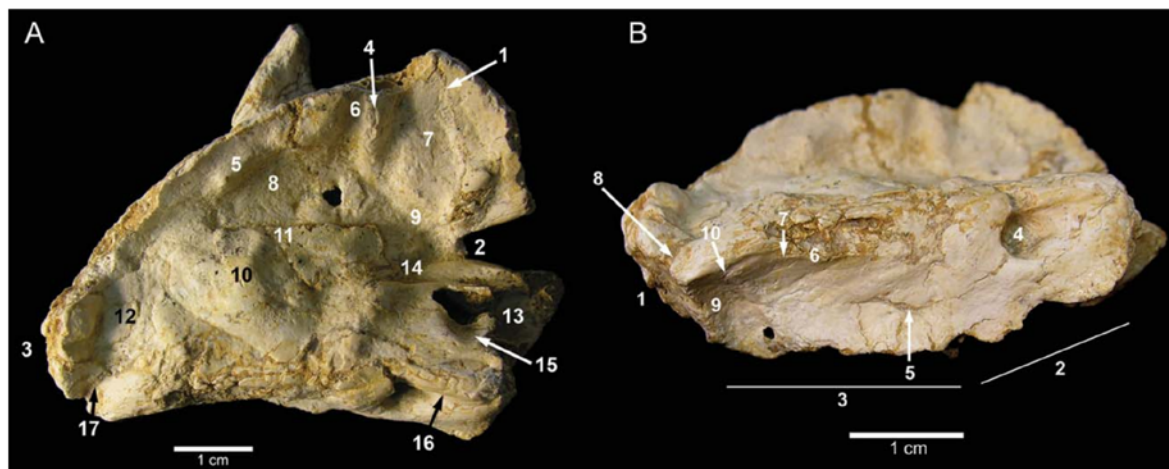


Fig. 5. El Sidrón specimen SD-315: **A**: Anterior (cerebral) face: 1. Sphenotemporal suture; 2. Space corresponding to the oval and espinosum foramina; 3. Parietal incisura; 4. Crest from a collateral branch of the inferior temporal sulcus; 5. Inferior temporal sulcus bony print; 6. Middle meningeal artery groove; 7. Fossa of the anterior portion of the inferior temporal gyrus; 8. Fossa of the middle portion of the inferior temporal gyrus; 9. Groove of the principal branch of the middle meningeal artery; 10. Arcuate eminence; 11. Tegmen tympani; 12. Fossa of the inferior temporal gyrus (Brodmann area 37); 13. Carotidean groove; 14. Greater superficial petrosal nerve groove; 15. Tri-

geminal cave; 16. Anterior border of the petrous pyramid and superior petrosal sinus groove; 17. Petrosquamous sinus groove. **B**: Posterior (cerebellar) face: 1. Preserved part of the mastoid apophysis; 2. Vertical portion of the posterior face; 3. Concave portion of the posterior face; 4- Internal acoustic meatus and canal; 5. Vestibular aqueduct; 6. Area of the subarcuate fossa and hiatus (not preserved); 7. Superior petrosal sinus groove; 8. Petrosquamous sinus groove; 9. Sigmoid sinus; 10. Point where the superior petrosal sinus flows into the sigmoid sinus.

and -8). The start of the middle meningeal groove is located in the anteroinferior part of the squama (Fig. 5A-9), taking its origin at the posterior border of the foramen spinosum.

**Anterior (or cerebral) aspect of the petrous portion.** The cerebral aspect of SD-315 is relatively wide. The arcuate eminence (Fig. 5A-10) appears as a low protuberance, close to the squama and relatively remote from the anterior border (pyramidal crest). Anteriorly to this eminence, a slightly depressed area can be observed, which corresponds to the *tegmen tympani* (Fig. 5A-11). Posterior to the arcuate eminence appears a fossa related to the inferior temporal gyrus (Brodmann area 37) (Fig. 5A-12). In the anterior third of the petrosal portion, a large part of the root of the carotidean groove is taphonomically lost, being visible its internal surface (Fig. 5A-13). Posterior to this groove, a narrow channel left by the major superficial petrosal nerve can be seen, which elongates backwards (Fig. 5A-14), but without reaching the Fallopian hiatus. On the medial area of the rest of the root of the carotidean groove, an ample fossa is appreciated (Fig. 5A-15), (trigeminal cave). The groove for the superior petrosal sinus runs by the anterior border (Fig. 5A-16). At the posterior end of the pyramid the petrosquamous sinus groove is clearly visible (Fig. 5A-17).

**Posterior (or cerebellar) aspect.** This aspect is vertical in its anterior half but slightly concave in its posterior half (Fig. 5B-2 and 3). Anteriorly, the internal acoustic meatus is located (Fig. 5B-4), which is filled of sediment, and from which a wide groove emerge, directed in a forward direction, by which VII y VIII cranial pairs run. Both internal acoustic meatus perimeter as well as the groove emerging from it present very

smooth borders. Posterior to the internal acoustic meatus, a slightly depressed area is present, with several lines of fracture, where the inner foramen of the vestibular aqueduct is located (Fig. 5B-5). The subarcuate fossa is missing due to the breakage of the area (Fig. 5B-6). The superior petrosal groove is better seen on the anterior border of the pyramidal crest in its posterior third (Fig. 5B-7). In the anterior most end of the petrous pyramid, it is clearly visible the petrosquamous sinus groove (Fig. 5B-8), which is joined to the start of the sigmoid sinus groove (Fig. 5B-9). Also, a connection of the sigmoid and superior petrosal sinuses grooves is detected (Fig. 5B-10).

**SD-1219. State of preservation.** This specimen is composed by a left temporal bone, articulated to a fragment of parietal bone and most of the occipital bone (Fig. 6A,B; Rosas et al., 2008). The temporal bone preserves two third of its petrosal portion while only a small part of the squama is preserved (Fig. 6A-1). Likewise, the endocraneal aspect of the mastoid process apophysis is preserved.

**Squama.** A part of the conserved area has lost the internal table. The squama is posterosuperiorly articulated with a fragment of parietal bone, being present the parieto-squamous suture (Fig. 6A-2), and more inferiorly, the occipito-mastoid suture for the articulation with the occipital bone is also preserved and well delimited (Fig. 6A-4). The groove for the posterior branch of the middle meningeal groove runs on the boundary between the petrosal portion and the squama (Fig. 6A-5). This groove crosses a large fossa corresponding to the inferior temporal gyrus (Brodmann area 37) (Fig. 6A-6), and extends in

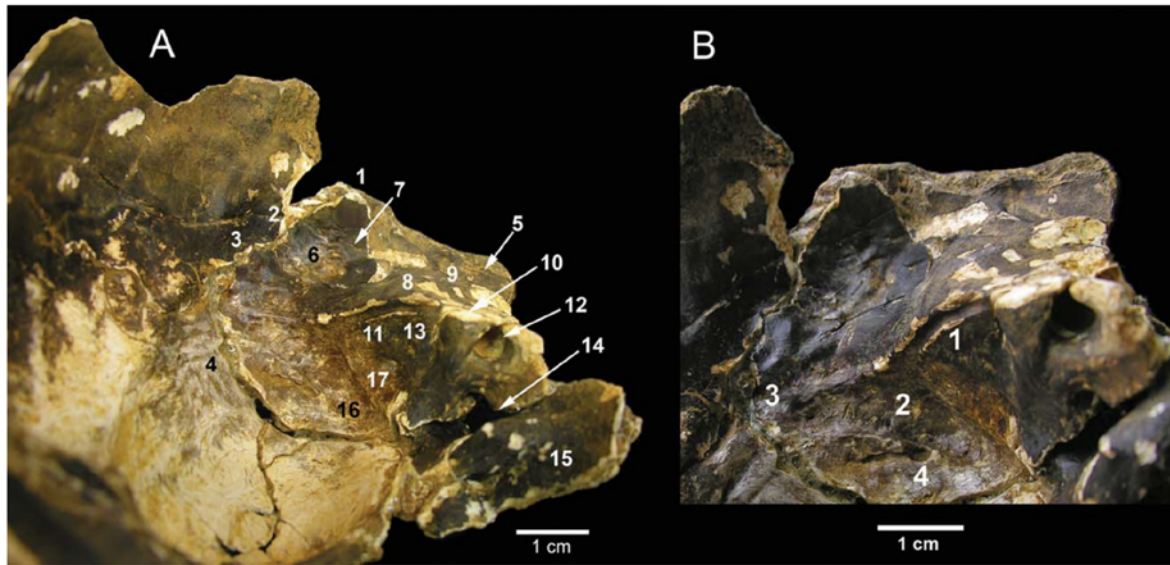


Fig. 6. El Sidrón specimen SD-1219. **A:** Endocranial surface: 1. Endocranial surface of the squama; 2. Parietosquamous suture and parietal incisure; 3. Parietomastoid suture; 4. Occipitomastoid suture; 5. Middle meningeal artery groove (posterior brach); 6. Fossa of the inferior temporal gyrus (Brodmann area 37); 7. Petrosquamous sinus groove; 8. Arcuate eminence; 9. Tegmen tympani; 10. Anterior border

of the petrous pyramid; 11. Superior petrosal sinus groove; 12. Internal acoustic meatus; 13. Fossa subarcuata; 14. Jugular foramen; 15. Lateral part of the occipital bone; 16. Sigmoid sinus groove; 17. Vestibular aqueduct. **B:** Detail of the petrous pyramid area: 1. Superior petrosal sinus groove; 2. Sigmoid sinus groove; 3. Petrosquamous sinus groove (connecting with sigmoid sinus); 4. Mastoid foramen.

the parietal bone. Groove for the petrosquamous sinus covers from the inferior portion of the squama and meets with the groove of the middle meningeal artery and veins (Fig. 6A-7).

**Anterior (or cerebral) aspect of the petrous portion.** A strong and well-marked arcuate eminence is visible on this aspect (Fig. 6A-8), which seems to be laterally extended until the origin of the squama by means of a bony bun. Anteriorly, an area slightly depressed corresponding to the *tegmen tympani* is detected (Fig. 6A-9).

**Posterior (or cerebellar) aspect.** A well-defined pyramidal crest defines a neat limit between the cerebral and the cerebellar aspects (Fig. 6A-10). On its three posterior thirds, the groove of the superior petrosal sinus is well marked (Fig. 6A-11,B-1), flanked by two sharp crests, clearly connected to the groove of the sigmoid sinus (Fig. 6B-2). Posteriorly, the petrosquamous sinus is conspicuous and connects to the start of the sigmoid sinus (Fig. 6B-3). Anteriorly, the internal acoustic meatus can be appreciated (Fig. 6A-12), with smooth borders, which give rise to a short internal auditory groove, filled with sediments. Posteriorly, between the anterior border and the internal auditory meatus, a depressed area is located, upon which a notch, possibly corresponding to the subarcuate hiatus, is detected (Fig. 6A-13). Inferiorly, the free border of the petrous pyramid forms the jugular notch (Fig. 6A-14), which makes part of the jugular foramen at the time of joining the lateral masses of the occipital bone (Fig. 6A-15). Posteriorly, on the endocranial aspect of the mastoid apophysis, a wide groove for the sigmoid sinus is appreciated (Fig. 6A-16,B-2), which extends to reaching the jugular foramen. This groove is flanked by two sharp crests, and close to

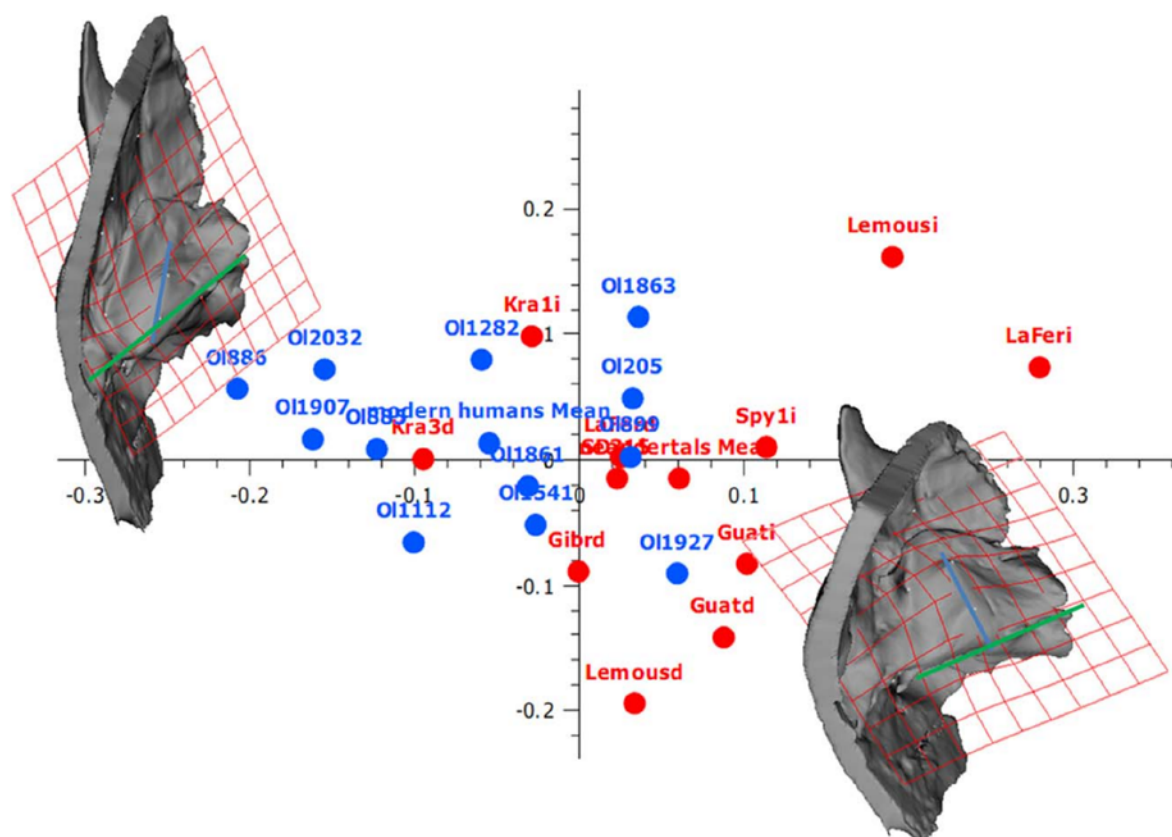
the jugular notch, a mastoid foramen filled of sediment is observed (Fig. 6B-4). Just anterior to the sigmoid sinus groove, the internal foramen of the aqueduct of vestibule is present (Fig. 6A-17), where the endolymphatic sac is located.

### Geometric Morphometrics and Comparative Analyses

Average shape of the neandertal and modern human samples was different, despite a large overlap (Fig. 7). The El Sidrón temporal bone occupies a central position in the morphospace, clearly located within the neandertal variation. With this set of data, neandertals seem to present a larger range of variation and a noticeable asymmetry in their temporal lobe imprint configuration.

Considering cerebral imprints, two major anatomical structures are involved in the variation: 1) the vertical location of the inferior temporal sulcus, and 2) the orientation of the occipitotemporal sulcus (and fusiform gyrus). Taken as a whole, the form of the temporal lobe shows a marked difference between *H. sapiens* and neandertals. The most obvious variation is appreciated in the more vertical location of the inferior temporal gyrus in *H. sapiens*. In parallel, structures of the lower surface of the temporal lobe are arranged in a more sagittal orientation. Grooves accommodating the fusiform and the lower temporal sulci become grossly parallel to the temporal squama. These differences can be understood within the context of a supero-lateral expansion (deployment) of the lobe in *H. sapiens* in which a lateral displacement of the basal temporal lobe occurs together with a superior displacement of the lateral sulci and gyri.





Regarding dural sinus pattern, a higher incidence of petrosquamous sinus is detected among Neandertal samples compared to modern humans (Table 1).

The fossil evidence of MCF from the El Sidrón site (mainly temporal bone fragments) records a number of anatomical features, most of them located on the anterior (cerebral) face of the petrosal and on the lower most part of the temporal squama. Putting them into a comparative context, the El Sidrón specimens share a common pattern with other neandertals and occupy a central position in the distribution close to the neandertal average (e.g., SD-315).

surface of the temporal lobe and a modification of the temporal pole, with a possible enlargement of the Brodmann areas 20, 37, and 38. The possible functional implications of these differences need to be explored.

Previous analyses have emphasized significant spatial evolutionary differences in the configuration of the temporal lobe in modern humans compared with other large-brained humans (Bastir et al., 2008, 2011), which fits with previously recognized overall endocranial scaling differences (Bruner et al., 2003; Gunz et al., 2010). In modern humans, an apomorphic pattern locates the temporal lobe pole in a more anterior, lateral and upward position. Once a fine anatomical correspondence of the temporal lobe circumvolution pattern on its bony base has been clarified, we put forward the hypothesis that the temporal pole is differentially occupied among human species. Thus, temporal pole is defined in neandertals by the middle and lower temporal gyri, while the pole is mostly defined by the superior and middle temporal gyrus in anatomically modern humans. In both species, however, cytoarchitecture of the temporal pole—corresponding to Brodmann area 38—is different to that of the middle and superior temporal gyri. In turn, it is currently considered that this area is composed of different cytoarchitectonic, chemoarchitectonic and

TABLE 1. Comparative sample for the assessment of the petrosquamous sinus incidence in neandertals

Specimen	Species	R PSS	L PSS
SD-1219	<i>H. neanderthalensis</i>	Ø?	P
SD-359	<i>H. neanderthalensis</i>	Ø?	P
SD-315	<i>H. neanderthalensis</i>	Ø?	P
La Ferrassie-1	<i>H. neanderthalensis</i>	P	ND
La Chapelle-1	<i>H. neanderthalensis</i>	P	P
Gibraltar-1	<i>H. neanderthalensis</i>	P	Ø?
Biache-1	<i>H. neanderthalensis</i>	ND	Ø?
Guattari-1	<i>H. neanderthalensis</i>	ND	ND
Le Moustier-1	<i>H. neanderthalensis</i>	P	P
La Quina H5	<i>H. neanderthalensis</i>	P	P
Tabün-I (C1)	<i>H. neanderthalensis</i>	ND	P?
Spy-1	<i>H. neanderthalensis</i>	P	P
Spy-2	<i>H. neanderthalensis</i>	Ø?	ND
Amud 1	<i>H. neanderthalensis</i>	Ø?	ND
Krapina 1 (Cran. A)	<i>H. neanderthalensis</i>	Ø?	ND
Krapina 3 (Cran. C)	<i>H. neanderthalensis</i>	P	Ø?
Krapina 38.1	<i>H. neanderthalensis</i>	Ø?	ND
Krapina 38.11	<i>H. neanderthalensis</i>	P	Ø?
Krapina 38.12	<i>H. neanderthalensis</i>	Ø?	ND
Krapina 38.13	<i>H. neanderthalensis</i>	ND	Ø?
Krapina 38.21	<i>H. neanderthalensis</i>	ND	Ø?
Krapina 39.1	<i>H. neanderthalensis</i>	Ø?	ND
Krapina 39.3	<i>H. neanderthalensis</i>	Ø?	P?
Krapina 39.13	<i>H. neanderthalensis</i>	Ø?	ND
Krapina 39.14	<i>H. neanderthalensis</i>	Ø?	Ø?
La Chaise BD4-BD7	<i>H. neanderthalensis</i>	ND	Ø?
Ehringsdorf 9	<i>H. neanderthalensis</i>	Ø?	P
Teshik Tash 1	<i>H. neanderthalensis</i>	P	Ø?
Kabwe	<i>H. rhodesiensis</i>	Ø?	P
Ndutu	<i>H. rhodesiensis</i>	Ø?	Ø?
Reilingen	<i>H. heidelbergensis</i>	P	Ø?
Steinheim	<i>H. heidelbergensis</i>	ND	P?
AT-84	<i>H. heidelbergensis</i>	Ø?	ND
AT-86	<i>H. heidelbergensis</i>	ND	Ø?
Mladec 1	<i>H. sapiens</i>	ND	ND
Mladec 2	<i>H. sapiens</i>	P	P
Skhul I	<i>H. sapiens</i>	P	Ø?
Skhul V	<i>H. sapiens</i>	ND	ND
Singa	<i>H. sapiens</i>	ND	P
Combe-Capelle 1	<i>H. sapiens</i>	P	Ø?
Brno 3	<i>H. sapiens</i>	P	P
Predmostí 3	<i>H. sapiens</i>	P	P
Predmostí 4	<i>H. sapiens</i>	P	Ø?
Predmostí 9	<i>H. sapiens</i>	P?	P?
Predmostí 10	<i>H. sapiens</i>	P	Ø?
Dolní Vestonice III	<i>H. sapiens</i>	ND	ND
Jebel Irhoud 1	<i>H. sapiens</i>	P	ND
Jebel Irhoud 2	<i>H. sapiens</i>	Ø?	ND
Omo II	<i>H. sapiens</i>	ND	P

R: Right. L: left. PSS: Petrosquamous sinus groove P: Sinus groove present. P? Sinus groove not clear, uncertain. ND: Non detected sinus groove. Ø? Non preserved area.

pathological markers, which reveals this region more complex than previously thought (Ding et al., 2009). Further analyses need to test this proposition as well as the functional implications of these cortical reorganizations. Also, size differences in the specific portions of the temporal lobe need to be explored.

Even though speculative, the possible functional implications of these changes could be as follows. Concerning the temporal lobe, functions related to social behavior as well as theory of mind may be involved. In modern humans, the occipital visual areas could be of a lesser extension than that of neandertals, perhaps at the expense of an increment of the complex associative cortex (cognitive; Pearce et al., 2013). In this way, the visual ventral

way receiving information from the occipital visual areas, which are distributed by Brodmann areas 21, 20, and 37, could be involved in cognitive complex functions related to the visual world such as the recognition of familiar objects or faces and its emotional and social repercussion as well as a large capability of visual attention. Also, an increased capacity of expression of happiness and laughing, perhaps as part of the social functions (Satow et al., 2003).

Finally, as previously mentioned, a higher incidence of petrosquamous sinuses is detected among Neandertal samples compared to modern humans (Table 1). In *H. sapiens*, the petrosquamous sinus becomes differentiated during the embryonic life, being originally a duct of a large caliber, which runs from the transverse sinus to



the roof of the temporomandibular joint, to be linked, through a foramen, with the external jugular vein. From the fetal life on, this sinus begins to diminish (Butler, 1957), disappearing in the last three months of gestation (Marsot-Dupuch et al., 2001). Nonetheless, there are some discrepancies considering the disappearance of the petrosquamous sinus. There are references of the presence of this sinus during the adult life (Gray's Anatomy, 1995; Marsot-Dupuch et al., 2001), and even preoperative findings which may cause a grave insult during intervention (An et al., 2011). Consequently, the elevated incidence of this sinus in neandertal adult population can be hypothesized as maintenance of a fetal feature during the adult life, serving to maintaining a communication between the intra and extracranial venous circulation by means of the external jugular vein system.

### ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are grateful to A. Estalrich, B. Fernández Cascón and the remainder members of the PaleoAnthropology Group and the El Sidrón Cave excavation team. They thank Dominique Grimaud-Hervé for her helpful discussions and suggestions. They are also grateful to P. Menecier and A. Froment (Muséum National D'Histoire Naturelle Paris), R. Ziegler (Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart), C. Stringer and R. Krusynski (Natural History Museum, London), F. Spoor (University College London), E. Mbua (Kenya National Museums), L. Bondioli (Museo Nazionale Preistorico Etnografico Luigi Pigorini), R. Macchiarelli (University of Poitiers), M. Teschler-Nicola, (Naturhistorisches Museum Wien), D. Lieberman (Peabody Museum, Harvard), P. Semal (Royal Belgian Institute of Natural Sciences, Brussels), F. Schrenk (Senckenberg Museum, Frankfurt), E. Delson and S. Márquez (American Museum of Natural History and SUNY Downstate Medical Center, New York, respectively), and the NESPOS society for providing CT data. We also thank Profs. H. and M.A. de Lumley for access their cast collection.

### LITERATURE CITED

- An YH, Wee JH, Han KH, Kim YH. 2011. Two cases of petrosquamosal sinus in the temporal bone presented as perioperative finding. *Laryngoscope* 21:381–384.
- Balzeau A, Gilissen E, Grimaud-Hervé D. 2012. Shared pattern of endocranial shape asymmetries among great apes, anatomically modern humans, and fossil hominins. *PLoS One* 7:e29581.
- Barton RA. 2007. Evolutionary specialization in mammalian cortical structure. *J Evol Biol* 20:1504–1511.
- Bastir M, Rosas A, Gunz P, Peña-Melián A, Manzi G, Harvati K, Krusynski R, Stringer C, Hublin J-J. 2011. Evolution of the base of the brain in highly encephalized human species. *Nat Commun* 2:588–595.
- Bastir M, Rosas A, Lieberman D, O'Higgins P. 2008. Middle cranial fossa anatomy and the origin of modern humans. *Anat Rec* 291: 130–140.
- Bookstein FL. 1991. *Morphometric tools for landmark data*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Brodman K. 1909. *Vergleichende lokalisationslehre der Grosshirnrinde*. Barth: Leipzig.
- Bruner E. 2010. Morphological differences in the parietal lobes within the human genus: a neurofunctional perspective. *Curr Anthropol* 51:S77–S88.
- Bruner E, Manzi G, Arsuaga JL. 2003. Encephalization and allometric trajectories in the genus *Homo*: evidence from the Neandertal and modern lineages. *Proc Natl Acad Sci USA* 100:15335–15340.
- Butler H. 1957. The development of certain human dural sinuses. *J Anat* 91:510–526.
- de Torres T, Ortiz J, Grün R, Eggins S, Valladas H, Mercier N, Tisnérat-Laborde N, Juliá R, Soler V, Martínez E, Sánchez-Moral S, Lalueza-Fox C, Cañaveras JC, Rosas A, Lario J, Santamaría D, Badal E, de la Rasilla M, Fortea J. 2010. Dating of the hominid (*Homo neanderthalensis*) remains accumulation from El Sidrón cave (Piloña, Asturias, North Spain): an example of multi-methodological approach to the dating of Upper Pleistocene sites. *Archaeometry* 52:680–705.
- Ding S-L, Van Hoesen GW, Cassell MD, Poremba A. 2009. Parcellation of human temporal polar cortex: a combined analysis of multiple cytoarchitectonic, chemoarchitectonic, and pathological markers. *J Comp Neurol* 514:595–623.
- Duterloo HS, Enlow DH. 1970. A comparative study of cranial growth in *Homo* and *Macaca*. *Am J Anat* 127:357–367.
- Enlow DH. 1990. *Facial growth*. 3rd ed. Philadelphia: Saunders.
- Gray H. 1995. *Gray's Anatomy. The anatomical basis of medicine and surgery*. 38th ed. New York: Churchill Livingstone.
- Grimaud-Hervé D. 1997. L'évolution de l'encephale chez *Homo erectus* et *Homo sapiens*: exemples de l'Asie et de l'Europe. Paris: CNRS.
- Gunz P, Neubauer S, Maureille B, Hublin J-J. 2010. Brain development after birth differs between Neanderthals and modern humans. *Curr Biol* 20:R921–R922.
- Holloway RL, Broadfield DC, Yuan MS. 2004. Brain Endocasts. In: Schwartz JH, Tattersall I, editors. *The human fossil record volume III*. Hoboken: Wiley.
- Klingenberg CP. 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Mol Ecol Resour* 11:353–357.
- Marsot-Dupuch K, Gayet-Delacroix M, Elmaleh-Bergès M, Bonneville F, Lasjaunias P. 2001. The petrosquamosal sinus: CT and MR findings of a rare emissary vein. *AJNR Am J Neuroradiol* 22:1186–1193.
- O'Higgins P. 2000. The study of morphological variation in the hominid fossil record: biology, landmarks and geometry. *J Anat* 197:103–120.
- Ono M, Kubik S, Abernathy CC. 1990. *Atlas of the cerebral sulci*. Stuttgart: Thieme Verlag.
- Pearce E, Stringer C, Dunbar RIM. 2013. New insights into differences in brain organization between Neanderthals and anatomically modern humans. *Proc Biol Sci* 280:20130168; doi:10.1098/rspb.2013.0168.
- Peña-Melián A, Rosas A, García-Tabernero A, Bastir M, De La Rasilla M. 2011. Paleoneurology of two new neandertal occipitals from El Sidrón (Asturias, Spain) in the context of homo endocranial evolution. *Anat Rec* 294:1370–1381.
- Rohlf FJ, Slice D. 1990. Extensions of the procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Syst Zool* 39:40–59.
- Rosas A, Estalrich A, García-Tabernero A, Bastir M, García-Vargas S, Sánchez-Meseguer A, Huguet R, Lalueza-Fox C, Peña-Melián A, Kranioti EF, Santamaría D, de la Rasilla M, Fortea J. 2012. Les Néandertaliens d'El Sidrón (Asturies, Espagne). Actualisation d'un nouvel échantillon. *L'Anthropologie* 116:57–76.
- Rosas A, Estalrich A, García-Vargas S, García-Tabernero A, Huguet R, Lalueza-Fox C, de la Rasilla M. 2013. Identification of Neandertal individuals in fragmentary fossil assemblages by means of tooth associations: the case of El Sidrón (Asturias, Spain). *C R Palevol* 12:279–291.
- Rosas A, Peña Melián A, García-Tabernero A, Bastir M, de la Rasilla M, Fortea J. 2008. Endocranial Occipito-temporal Anatomy of SD-1219 from the Neandertal El Sidrón Site (Asturias, Spain). *Anat Rec* 291:502–512.
- Satow T, Usui K, Matsushashi M, Yamamoto J, Begum T, Shibasaki H, Ikeda A, Mikuni N, Miyamoto S, Hashimoto N. 2003. Mirth and laughter arising from human temporal cortex. *J Neurol Neurosurg Psychiatry* 74:1004–1005.
- Wood RE, Higham TFG, De Torres T, Tisnérat-Laborde N, Valladas H, Ortiz JE, Lalueza-Fox C, Sánchez-Moral S, Cañaveras JC, Rosas A, Santamaría D, de La Rasilla M. 2013. A new date for the neanderthals from El Sidrón cave (Asturias, northern Spain). *Archaeometry* 55:148–158.

## Temporal lobe surface anatomy and the bony relieves in the middle cranial fossa. The case of the El Sidrón (Spain) Neandertal sample

Antonio Rosas<sup>1</sup>, Angel Peña-Melián<sup>2</sup>, Antonio García-Tabernero<sup>1</sup>, Markus Bastir<sup>1</sup>, Marco de la Rasilla<sup>3</sup>

1 - Paleoanthropology Group MNCN-CSIC, Department of Paleobiology; Museo Nacional de Ciencias Naturales-CSIC · 2 - Departamento de Anatomía y Embriología Humana I; Universidad Complutense de Madrid (UCM) · 3 - Área de Prehistoria, Departamento de Historia; Universidad de Oviedo

The largely reabsorptive nature of growth dynamics at the cranial base (Duterloo and Enlow, 1970) leads to the partial imprinting of relieves of the cerebral surface on the cranial fossae. On this basis, a detailed analysis of the correspondence between brain external anatomy of the temporal lobe and the bony relieves on the middle cranial bases was performed in order to describe and compare new temporal bone remains found at the 49,000 years old El Sidrón neandertal site (Rosas et al., 2012). Three different methods were employed, based on the comparison of the soft (neuronal) and hard (bone) tissues from the same individuals. 1) We dissected two human heads and visual inspections were recorded. Once the dura mater was removed, both brain surface and middle cranial fossa were molded with resins. Positive molds were used to explore morphological correspondence. Superposition of brain and bone was also explored using optic surface scans, and computed tomography combined with magnetic resonance scans. In parallel, a large collection of dry skulls, virtual specimens, and reference books (Grimaud-Hervé, 1997; Holloway et al., 2004) were used for direct assessment of hard tissue variability. For the sake of clarity, the middle cranial fossa was divided into four regions: 1) anterior surface of the petrosal pyramid, 2) basal region around the oval foramen, 3) region of the temporal pole, and 4) temporal squama. A close correspondence among sulcus and gyri (sensu Ono et al., 1990) and bony relieves was detected, and a series of new anatomical details have been introduced in order to describe these correspondences. The inferior temporal sulcus and the inferior temporal gyrus are the cerebral structures that most strongly influence the underlying bone surface. The superior temporal sulcus, the middle temporal gyrus, and the fusiform gyrus also leave close matching on the endocranial surface. The El Sidrón internal temporal bone features were broadly compared. A wider and larger post-arcuate fossa (new nome) seems to be present in modern humans as compared with Neandertals. This area corresponds to the posterior limit of Brodmann area 20 and the anterior portion of Brodmann area 37. However, other traits of the middle cranial fossa surface do not show evidence of dissimilarity between these two large-brained human groups. Regarding dural sinus pattern, a higher incidence of petrosquamous sinus is detected among Neandertal samples. Previous analyses have emphasized that modern humans present an apomorphic condition in its more anterior, lateral and superior position of the temporal lobe pole (Bastir et al., 2008; 2011), which fits with previously recognized overall endocranial scaling differences (Bruner et al., 2003). Once fine anatomical correspondence of the temporal lobe circumvolution pattern on its bony base has been clarified, we put forward the hypothesis that the temporal pole is occupied by the middle and lower temporal gyri in Neandertals, while the pole is mostly defined by the superior temporal gyrus in modern humans. Further analyses need to test this proposition as well as the functional implications of these cortical cerebral reorganizations.

Acknowledgements: We are grateful to the remainder members of the PaleoAnthropology Group, Dr. M. Coquerelle and the El Sidrón Cave excavation team. CGL 2012-36682 and CGL 2012-37279 (MINECO, Spain). Field work is supported by Consejería de Cultura del Principado de Asturias, Grant sponsor: Convenio Universidad de Oviedo-CSIC, Grant number: 060501040023.

**References:** Bastir, M., Rosas, A., Lieberman, D. and O'Higgins, P. 2008. Middle Cranial fossa anatomy and the origin of modern Humans. *Anatomical Record* 291: 130-140. Bastir, M., Rosas, A., Gunz, P., Peña-Melián, A., Manzi, G., Harvati, K., Kruszynski, R., Stringer, C. and Hublin, J.-J. 2011. Evolution of the base of the brain in highly encephalized human species. *Nature Communications* 2, 588-595. Bruner, E., Manzi, G., Arsuaga, J.L., 2003. Encephalization and allometric trajectories in the genus *Homo*: evidence from the Neandertal and modern lineages. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 100, 15335-15340. Grimaud-Hervé D. 1997. L'évolution de l'encephale chez *Homo erectus* et *Homo sapiens*: exemples de l'Asie et de l'Europe. Paris: CNRS. Duterloo, H.S. and Enlow, D.H. 1970. A comparative study of cranial growth in *Homo* and *Macaca*. *Am. J. Anat.* 127: 357-367. Holloway RL, Broadfield DC, Yuan MS. 2004. Brain Endocasts. In: Schwartz JH, Tattersall I, editors. *The Human Fossil Record Volume III*. Hoboken: Wiley. Ono M, Kubik S, Abernathy CC. 1990. *Atlas of the Cerebral Sulci*. Stuttgart: Thieme Verlag. Rosas A, Estalrich A, García-Tabernero A, Bastir M, et al. . 2012. The Neandertals from El Sidrón (Asturias, Spain). Updating of a new sample. *L'Anthropologie* 116:57-76.

### 3.5. VOLUMEN ENDOCRANEAL DEL INDIVIDUO J1

En estos dos artículos se publica información destacada sobre el crecimiento y desarrollo de neandertales, al basarse en un esqueleto parcial, si bien bastante completo y por tanto muy informativo, de uno de los individuos juveniles de El Sidrón (J1). Los aspectos relevantes para esta Tesis se centran en el desarrollo del cerebro y sistema nervioso, y se ofrecen en el primer artículo por medio principalmente del cálculo del volumen endocraneal, con la reconstrucción previa del cráneo de J1, además de otros datos a tener en cuenta. El segundo es la respuesta a un comentario recibido sobre esta cuestión por parte de otro investigador.

Rosas A, Ríos L, Estalrich A, Liversidge H, **García-Tabernero A**, Huguet R, Cardoso H, Bastir M, Lalueza-Fox C, de la Rasilla M, Dean C (2017) The growth pattern of Neandertals, reconstructed from a juvenile skeleton from El Sidrón (Spain). *Science* 357: 1282-1287.

DOI: 10.1126/science.aan6463

Rosas A, Ríos L, Estalrich A, Liversidge H, **García-Tabernero A**, Huguet R, Cardoso H, Bastir M, Lalueza-Fox C, de la Rasilla M, Dean C (2018) Response to Comment on *The growth pattern of Neandertals, reconstructed from a juvenile skeleton from El Sidrón (Spain)*. *Science* 359: eaar3820.

DOI: 10.1126/science.aar3820



## PALEOANTHROPOLOGY

# The growth pattern of Neandertals, reconstructed from a juvenile skeleton from El Sidrón (Spain)

Antonio Rosas,<sup>1\*</sup> Luis Ríos,<sup>1,2†</sup> Almudena Estalrich,<sup>1,3</sup> Helen Liversidge,<sup>4</sup> Antonio García-Tabernero,<sup>1</sup> Rosa Huguet,<sup>5</sup> Hugo Cardoso,<sup>6</sup> Markus Bastir,<sup>1</sup> Carles Lalueza-Fox,<sup>7</sup> Marco de la Rasilla,<sup>8</sup> Christopher Dean<sup>9</sup>

Ontogenetic studies help us understand the processes of evolutionary change. Previous studies on Neandertals have focused mainly on dental development and inferred an accelerated pace of general growth. We report on a juvenile partial skeleton (El Sidrón J1) preserving cranio-dental and postcranial remains. We used dental histology to estimate the age at death to be 7.7 years. Maturation of most elements fell within the expected range of modern humans at this age. The exceptions were the atlas and mid-thoracic vertebrae, which remained at the 5- to 6-year stage of development. Furthermore, endocranial features suggest that brain growth was not yet completed. The vertebral maturation pattern and extended brain growth most likely reflect Neandertal physiology and ontogenetic energy constraints rather than any fundamental difference in the overall pace of growth in this extinct human.

Neandertals provide us with an important perspective on our own biology (1). Both modern humans and Neandertals arose from a recent common ancestor along independent evolutionary lines, becoming large-brained hominins but with contrasting body forms. Developing a large brain is energetically expensive and places a constraint on somatic growth (2). The unusually high cost of modern human brain development is greatest during the infant and childhood periods and seems to require a compensatory slowing of childhood body growth (2, 3). Neandertals had larger average cranial capacity than modern humans, but little is known about the ontogenetic trajectories of brain and body underlying this difference.

Some studies have proposed that a larger brain in Neandertals can be explained by a faster rate of early postnatal growth (4), yet others have

proposed a longer period of growth as an explanation (5, 6). However, in large-brained hominins like modern humans and Neandertals, an accelerated pace of brain growth, coincident with accelerated somatic growth, would impose a high energetic cost (2). Yet the trade-off between the different aspects of somatic and neural growth in Neandertals, particularly during the juvenile period, remains unclear.

Here we describe a partial juvenile Neandertal skeleton from the 49-thousand-year-old site of El Sidrón (Asturias, Spain). The specimen has a mixed dentition of deciduous and permanent teeth and preserves cranial, dental, and postcranial remains (Figs. 1 and 2A and supplementary text 1 and 2), providing a rare opportunity to estimate an age at death from daily dental incremental markings preserved in teeth, against which to compare many aspects of its dento-skeletal maturation. Chronological age is fundamental for assessing patterns of maturation in different dento-skeletal systems, both within individuals and between species. This approach allowed us to ask what the probability is that this specimen would fit within or lie beyond the ranges of modern human variation and represent its own pattern of dental and skeletal maturation.

The El Sidrón cave system (Asturias, Spain) (Fig. 1C and supplementary text 1) has provided more than 2500 remains of seven adults and six immature individuals belonging to a single Neandertal group (7) with close kinship relations (8). Among them, a partial immature skeleton was recovered with up to ~36% (left side) preserved. Virtually all of the remains associated with this individual come from the 1-m<sup>2</sup> G-6 square grid of the archaeological site (supplementary text 2), and importantly, several were found in anatomical association. From the three

mitochondrial DNA lineages detected within this Neandertal group, this individual belongs to line C of the group and was tentatively identified as the child of adult female 4 and the older sibling of infant 1 (8).

A number of diagnostic Neandertal features are present throughout the skeleton (supplementary text 2). Although ancient DNA failed to confirm the sex, group-specific evaluation of canine size and bone robusticity strongly suggests that it was male (supplementary text 2). Dental development, with a near-complete first molar (M1) root, would place him in the juvenile stage of hominin life history (3). Height and weight estimates indicate that he was a sturdy individual, weighing ~26 kg and standing ~111 cm tall at the time of death (supplementary text 2). Biosocial markers indicate that El Sidrón juvenile 1 (J1) was right-handed, with evidence that he was involved with, or learning, adult behaviors and economic activities (9). Apart from mild linear dental enamel hypoplasia around the age of 2 to 3 years, there is no other evidence of pathology. Several postmortem cut marks appear on some of the bones.

Age at death was first established by dental histology. Daily incremental markings in two sections of El Sidrón J1 first left upper molar (see materials and methods, figs. S1 and S2, and supplementary text 3) were used to estimate an average age at death of 7.69 years (range: 7.61 to 7.78 years). Biological maturity was then assessed using modern human references for dental, skeletal, and somatic maturation (supplementary text 4 to 7).

Dental maturity was assessed in two ways. Individuals from two reference samples of modern children of known age ( $n = 4072$  and 6829) were assigned a radiographic stage of development for each tooth (supplementary text 4). Compared with the first sample, dental maturity of El Sidrón J1 was judged to be 71.7 to 72.1% complete. Probability density plots for mean age of transition entering each tooth stage were computed from the second sample, and El Sidrón J1 fell well within the modern human range for all tooth types represented (Fig. 2B). Skeletal maturity (SM) and skeletal age (SA) were assessed from six secondary ossification centers from the elbow, hand, wrist, and knee, by applying established pediatric methods (figs. S3 to S5 and supplementary text 5). The SA interval ranged from 6 to 10 years, with an average of  $7.62 \pm 2$  years (table S7). Maturity of each individual vertebra was assessed in two ways. Individuals from a sample of 106 immature modern human skeletons (of which 70 were of known age and sex) were assigned a stage of fusion of the neurocentral synchondrosis (NS) and a radiographic stage of development for the lower M1 (materials and methods). Probability density functions for the mean age of transition entering fusion of the NS of the first cervical vertebra (C1) and the 3rd to 11th thoracic vertebrae (T3 to T11) were computed from the known age sample (Fig. 2C). The same procedure was applied to the total sample using the mean age entering the respective M1 stage scored (Fig. 2D). Compared with chronological and dental age,

<sup>1</sup>Paleoanthropology Group, Department of Paleobiology, Museo Nacional de Ciencias Naturales (MNCN)-Consejo Superior de Investigaciones Científicas (CSIC), Calle José Gutiérrez Abascal 2, 28006 Madrid, Spain. <sup>2</sup>Department of Physical Anthropology, Aranzadi Society of Sciences, Zorroagaia 11, 20014 Donostia-San Sebastián, Gipuzkoa, Spain. <sup>3</sup>Department of Paleoanthropology, Senckenberg Research Institute and Natural History Museum Frankfurt, Senckenberganlage 25, 60325 Frankfurt, Germany. <sup>4</sup>Queen Mary University of London, Institute of Dentistry, Turner Street, London E1 2AD, UK. <sup>5</sup>Institut Català de Paleoeologia Humana i Evolució Social-Unidad Asociada al CSIC, Campus Sescelades (Edifici W3), Universitat Rovira i Virgili, Carrer Marcel·lí Domingo s/n, 43007 Tarragona, Spain. <sup>6</sup>Department of Archaeology, Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia V5A1S6, Canada. <sup>7</sup>Institute of Evolutionary Biology (CSIC-Universitat Pompeu Fabra), Carrer Dr. Aiguader 88, 08003 Barcelona, Spain. <sup>8</sup>Área de Prehistoria Departamento de Historia, Universidad de Oviedo, Calle Teniente Alfonso Martínez s/n, 33011 Oviedo, Spain. <sup>9</sup>Department of Cell and Developmental Biology, University College London, Gower Street, London WC1E 6BT, UK. \*Corresponding author. Email: arosas@mncn.csic.es †These authors contributed equally to this work.

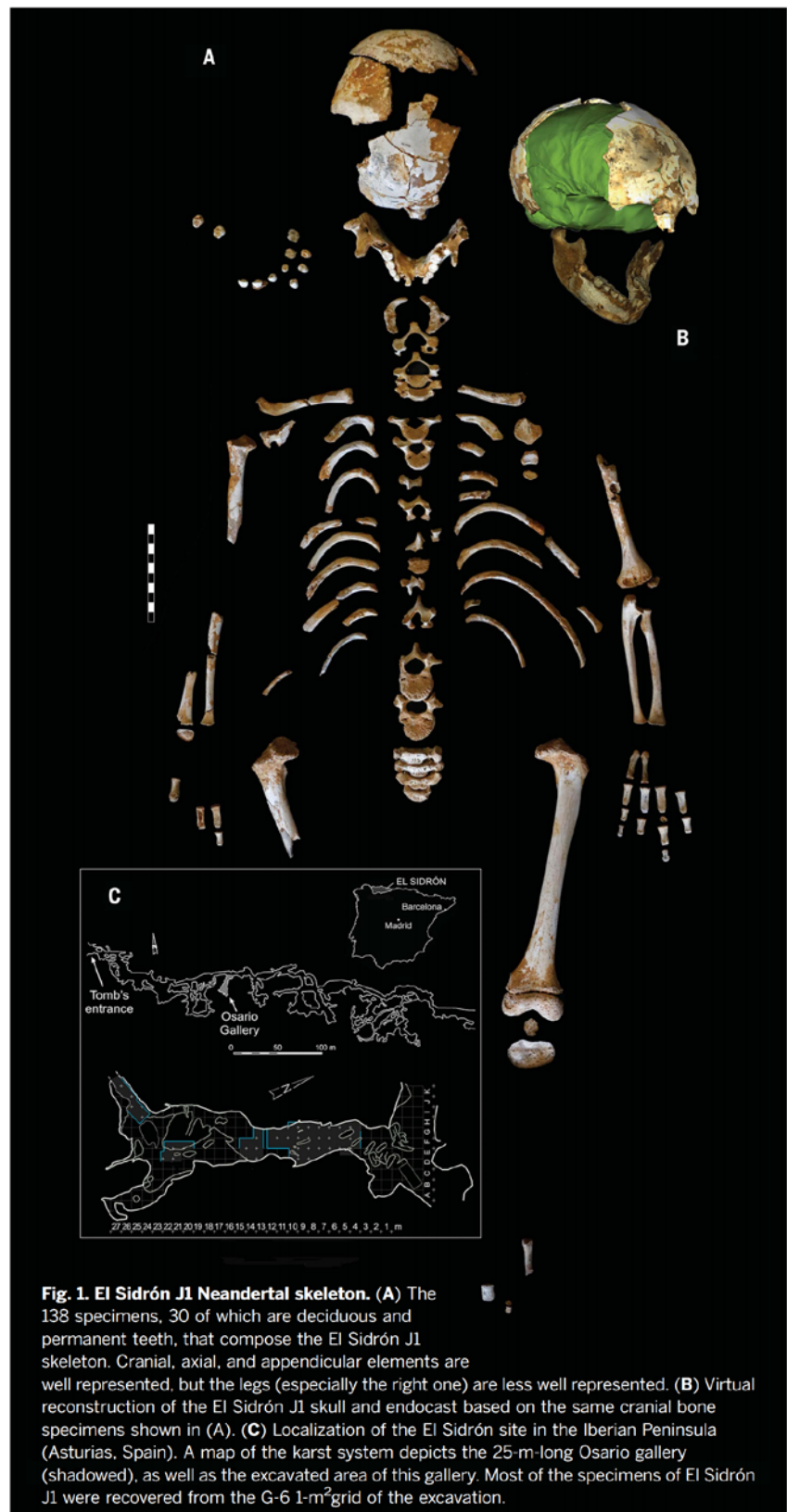


maturation of each available vertebra of El Sidrón J1 fell at the extreme end of the modern human range (fig. S6 and supplementary text 6). SM of El Sidrón J1 vertebral column [fused C3-C5-C6, T1-T2, and L2-L3 (second and third lumbar vertebrae); unfused C1 and four middle thoracic vertebrae] fits the modern human observed sequence of NS vertebral fusion but corresponds chronologically to younger individuals between 4 to 6 years of age (Fig. 2C). Percentage of adult size (PAS) attained (10) was calculated as a measure of somatic maturation for 53 measurements through the cranial, axial, and appendicular skeleton (supplementary text 7). In comparison with a sample of 11 modern human skeletons with chronological age (CA) between 6.5 and 8.5 years, values of El Sidrón J1 fell within (49 variables) or very close to (4 variables) the modern human range (Fig. 3A). The height-for-age of El Sidrón J1 also fell within the range of modern humans (11) (Fig. 3B), with Neandertal body shape features already observable at 7.7 years (12, 13) (Fig. 3C).

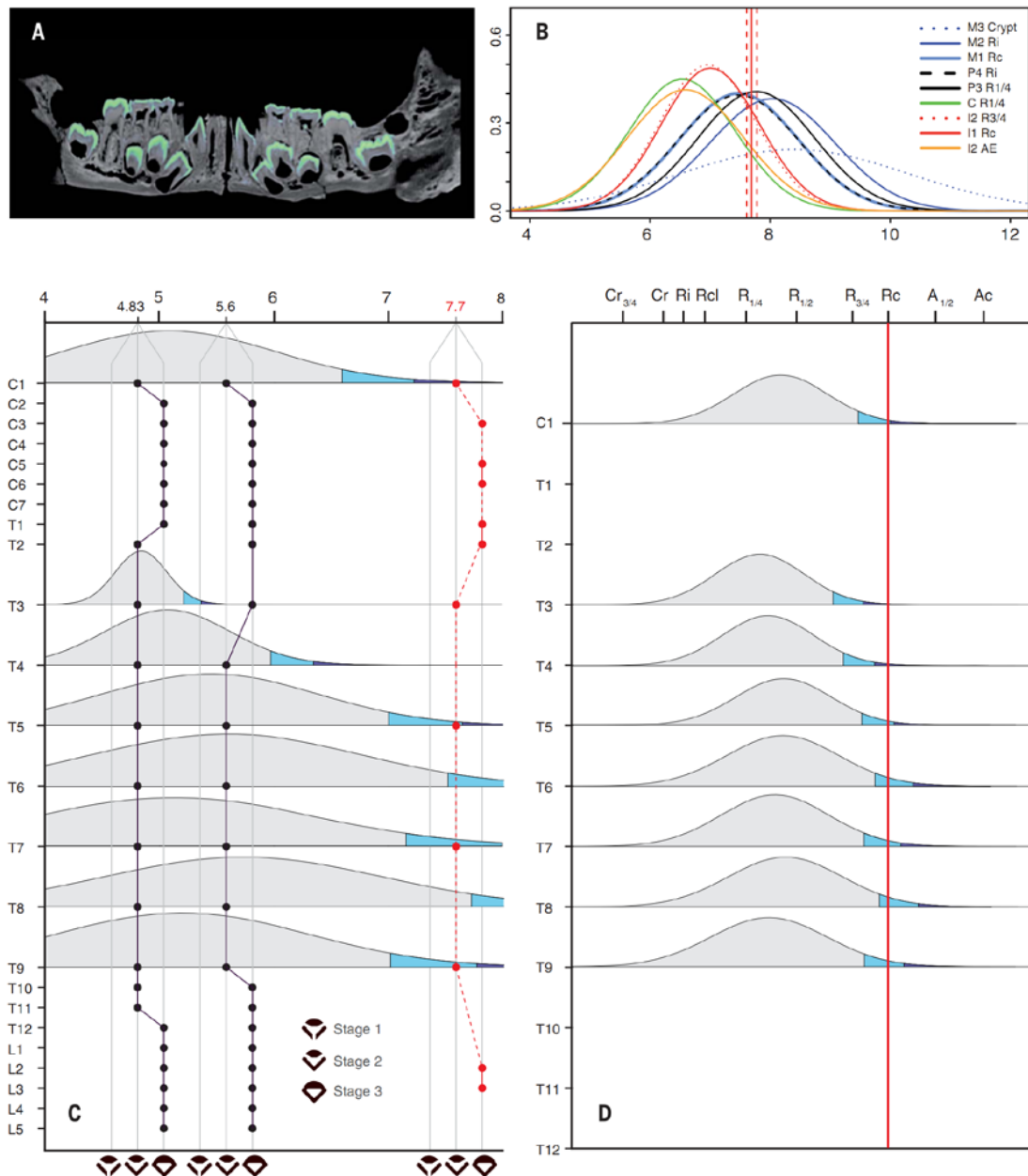
Clearly visible bone resorption areas on the inner aspect of the occipital poles provide some evidence that brain expansion was still ongoing (Fig. 4 and supplementary text 8). Resorption activity is a characteristic of the period of brain growth in modern humans (14). These observations suggest that specific locations on the occipital lobe and cerebellum of El Sidrón J1 were still increasing in size. The extremely well-defined imprints of the gyri and sinus impressions on the internal aspect of SD-2300, as well as the narrow dural sinus grooves (supplementary text 8), further suggest that the encephalon was still exerting growing pressure on the neurocranium.

A consensus value for endocranial volume of  $\sim 1330 \text{ cm}^3$  (supplementary text 8) was computed, which represents  $\sim 87.5\%$  of mean Neandertal adult endocranial volume ( $1520 \text{ cm}^3$ ). On average, modern humans achieve 90% of adult brain weight by 5 years old (15) and 95% by 7 years (16). This suggests that further brain growth in El Sidrón J1 would likely have continued beyond the time expected in modern humans at 7.7 years.

The dental and skeletal maturity of El Sidrón J1 were compared with modern humans. Dental development is what one would expect for a child of his age. This contrasts with previous findings from isolated cranio-dental material that have reported a faster pace of dental development (17, 18). Compared with early *Homo* specimens at a comparable stage of dental development, El Sidrón J1 is at least 2.7 years older than a  $\sim 2$ -million-year-old *Homo* specimen, StW 151 (19–22), but almost identical in age (7.78 years) to a 315-thousand-year-old *Homo sapiens* specimen from Jebel Irhoud, Morocco (23), that shows a prolonged modern human-like period of dental development (24). At 7.7 years of age, El Sidrón J1 shows a second incisor (I2) at the stage of alveolar eruption, an M2 at the stage of crown completion, and an M3 crypt present in the mandible. It is, therefore, no longer possible to assume that these events occurred earlier at  $\sim 6$  years of age, or that M2 erupted at 8 years of age, in all Neandertals (18).

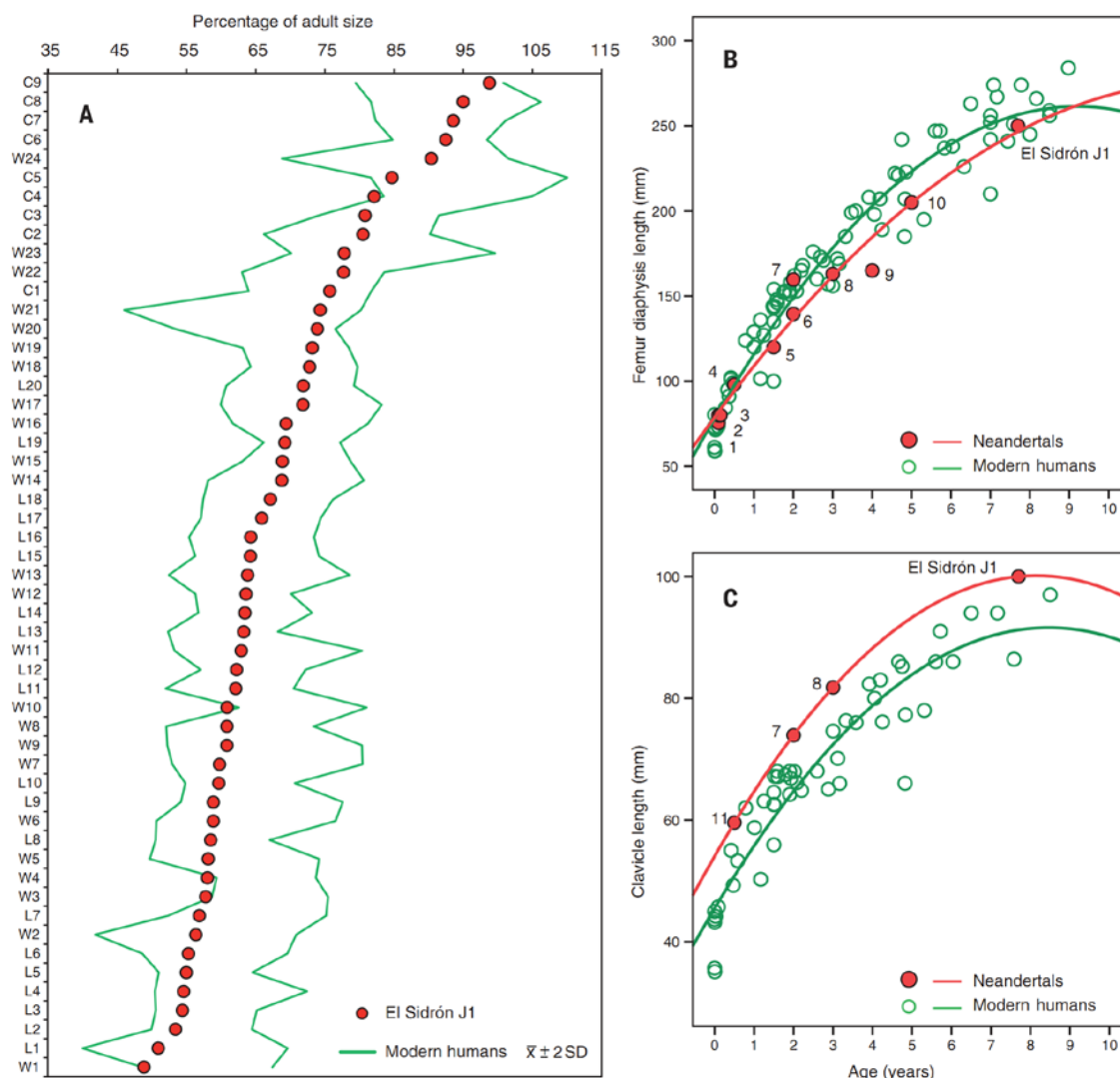


**Fig. 1. El Sidrón J1 Neandertal skeleton.** (A) The 138 specimens, 30 of which are deciduous and permanent teeth, that compose the El Sidrón J1 skeleton. Cranial, axial, and appendicular elements are well represented, but the legs (especially the right one) are less well represented. (B) Virtual reconstruction of the El Sidrón J1 skull and endocranial volume based on the same cranial bone specimens shown in (A). (C) Localization of the El Sidrón site in the Iberian Peninsula (Asturias, Spain). A map of the karst system depicts the 25-m-long Osario gallery (shadowed), as well as the excavated area of this gallery. Most of the specimens of El Sidrón J1 were recovered from the G-6 1-m<sup>2</sup> grid of the excavation.



**Fig. 2. Dental and vertebral maturation of El Sidrón J1.** (A) Computed tomography (CT) scan image of the mandible of El Sidrón J1, with the enamel shown in green. (B) Probability density plots (PDPs) for mean age of transition entering each mandibular tooth stage scored for El Sidrón J1 in a radiographic sample ( $n = 6829$  individuals) of modern children of known chronological age (CA). Red vertical lines represent the CA of El Sidrón J1 from dental histology (7.69 years; range: 7.61 to 7.78 years). (C) Maturation of the spine relative to CA in El Sidrón J1 and modern humans. The vertical axis represents the presacral vertebral column; the horizontal axis represents age in years. For each vertebra, the three successive maturation stages are represented (see vertebral diagrams in the figure): stage one, unfused posterior synchondrosis (PS) and neurocentral synchondrosis (AS); stage two, fused PS and unfused neurocentral synchondrosis (NS); stage three, fused PS and NS. A sample of 70 known CA skeletons was used to develop PDPs for mean age of transition entering fusion of the NS for each

vertebra (from stage two to three). El Sidrón J1 is displayed in red, and the two oldest modern human cases (4.83 and 5.6 years) with a spine maturation similar to that of El Sidrón J1 (unfused C1 and middle thoracic vertebrae) are represented in black. The C1 falls within the  $P = 0.01$  shaded area of the PDP, whereas the thoracic vertebrae would fall outside (T3 and T4), in the  $P = 0.05$  shaded area (T5, T6, T7, and T9), or under the PDP (T8). (D) Maturation of the spine relative to dental maturation in El Sidrón J1 and in modern humans. The vertical axis represents C1 and the thoracic vertebrae, whereas stages of formation of the first permanent mandibular molar are represented on the horizontal axis. A sample of 106 modern human skeletons of diverse origins was used to develop PDPs for mean first molar formation stage entering fusion of the NS for each vertebra (from stage two to three). The vertical red line, representing complete root formation of the first permanent molar of El Sidrón J1, falls in the  $P = 0.05$  area in all PDPs.



**Fig. 3. Somatic maturation and size-by-age of El Sidrón J1.** (A) Percentage of adult size (PAS) of El Sidrón J1 in comparison with 11 modern human skeletons with CA between 6.5 and 8.5 years (supplementary text 7). L, length variables, including bones from the appendicular and axial skeleton contributing to stature (i.e., vertebral body height); W, width variables, including diaphysis and epiphysis from the appendicular and axial (articular widths, diaphyseal circumferences, vertebral body widths); C, craniofacial and central nervous system–associated variables from cranial bones, mandible, and vertebrae. Variables are listed in supplementary text 7. (B) Femoral

lengths of El Sidrón J1 and a Neandertal ontogenetic series (17), with 80 modern human skeletons with CA of 0 to 9 years, with fitted quadratic models (Neandertals,  $R^2 = 0.968$ ; modern humans,  $R^2 = 0.952$ ). (C) Clavicle length of El Sidrón J1 and a Neandertal ontogenetic series (18), with 51 modern human skeletons with CA of 0 to 9 years, with fitted quadratic models (Neandertals,  $R^2 = 1$ ; modern humans,  $R^2 = 0.889$ ). 1, La Ferrassie 4/Le Moustier 2; 2, La Ferrassie 4b/La Ferrassie 4; 3, Mezmaiskaya; 4, Kiik-Koba 2; 5, Shanidar 10; 6, Dederiyeh 2; 7, Dederiyeh 1; 8, Roc de Marsal 1; 9, La Ferrassie 6; 10, Cova Negra; 11, Amud 7.

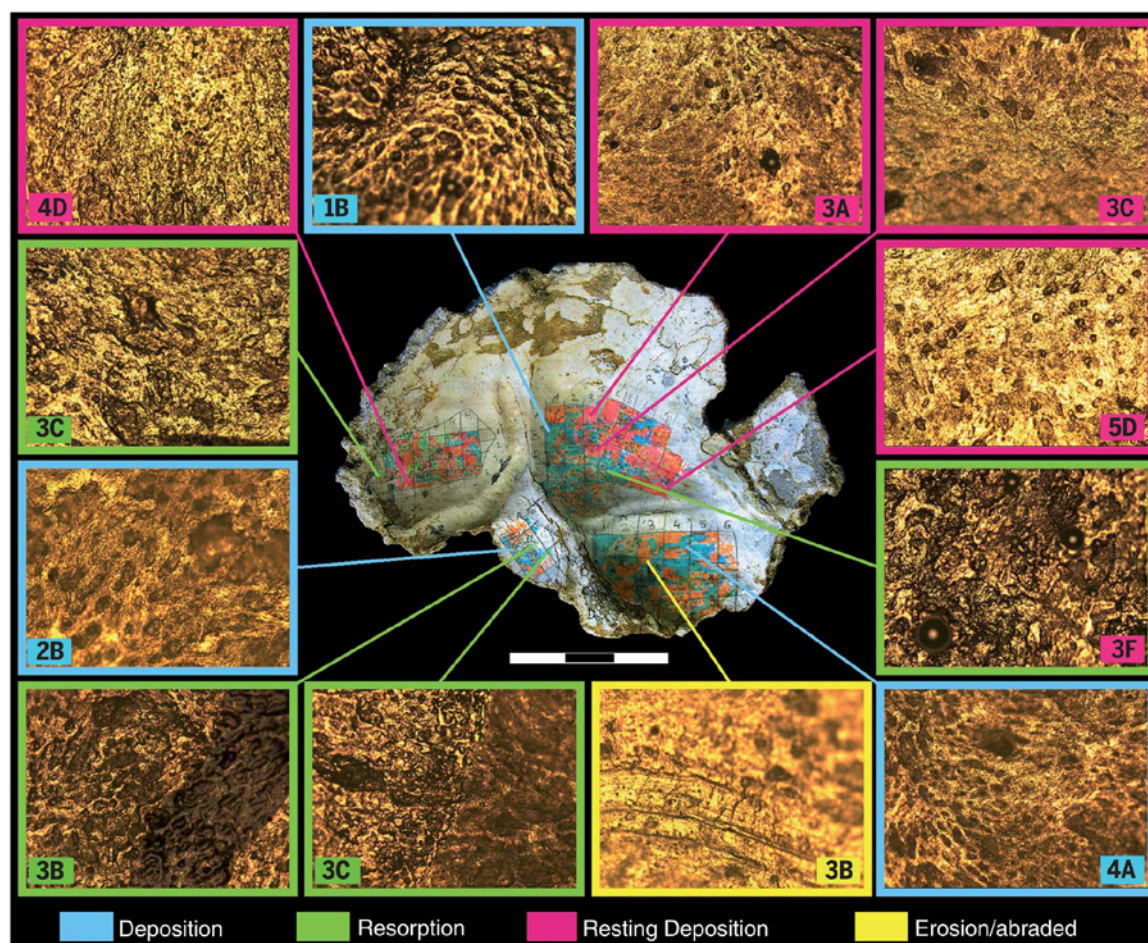
As with El Sidrón J1, new ages at death (18) for younger Neandertal specimens (Engis 2, Gibraltar 2, Krapina B, and Obi-Rakhmat 1) fall within modern ranges, but two older specimens, Sladina and Le Moustier 1 (18, 25), now seem unexpectedly young. An assumed early age, 2155 days (18), of initial M3 mineralization (18, 25) or fore-shortened estimates of root formation times (26) might explain this. Clearly, variation in Neandertal dental development would have been as great as today but may generally have tended

toward the more advanced end of the modern human spectrum.

A *Homo erectus* juvenile aged between 7.6 to 8.8 years (KNM WT 15000) shows evidence of both advanced dental development and earlier attainment of body mass and stature than is typical of modern humans of a similar age (22, 27). However, SA and PAS are also within the modern range, given the limited level of biological resolution of SA and PAS estimation. Growth and development in this juvenile Neandertal fit

the typical features of human ontogeny, where there is slow somatic growth between weaning and puberty (3, 28) that may offset the cost of growing a large brain. Moreover, a slower pace of growth provides an opportunity for shifts in both the rate and timing of brain growth (4–6, 15). Even so, divergent morphogenetic trajectories underlying shape differences, such as brain development (29–31) and cranio-facial morphology (32, 33), can exist within this broadly human growth pattern.





**Fig. 4. Occipital bone of El Sidrón J1 with reference grid and color-coded remodeling activity map superimposed.** All pictures were taken with a light-reflecting microscope at 20× magnification. Each image is framed with its corresponding color code of histological activity (blue, bone deposition; pink, bone resting deposition; green, bone resorption; orange, erosion/abrasion of taphonomic origin) and connected to its anatomical location. The alphanumeric legend indicates grid reference. During the process of growth remodeling, osteoblastic activity (formation: blue color) usually exceeds osteoclastic activity (resorption: green color), resulting in differential growth of the bone. Deposition areas are characterized by the presence of collagen

fiber bundles and insertion of Sharpey's fibers, whereas resorption areas are recognized as anisotropic resorption bays (Howship's lacunae). Bone deposition (blue) is easily illustrated by collagen fiber bundles, at times changing direction to form a wavy impression (1B and 4A). Resting deposition can be identified by a dense and uniform bright surface in which the deposition of bone matrix masks other histological features, including collagen fiber and Sharpey's fibers (4D and 5D). Insertions of Sharpey's fibers are spread out over the deposition surfaces (2B and 5D). A well-defined reversal line can be seen in 3C, and an example of taphonomic alteration (e.g., scratches) is depicted in 3B. Scale bar (bottom of central panel), 3 cm.

The one divergent aspect of ontogeny is the timing of maturation within the vertebral column. In all hominoids, the NS of the middle thoracic vertebrae and the atlas are the last to fuse, but in this Neandertal, it appears that fusion occurs ~2 years later than in modern humans (or closer to M1 root closure than to the M1 root being a quarter to half formed).

At 1.5 to 2 years old, the state of maturation of the complete spine of the Dederiyeh 1 child (34, 35) suggests that, earlier in ontogeny, when the posterior synchondroses fuse, Neandertals followed a vertebral maturation schedule similar to that of modern humans. The later fusion of the NS could reflect a decoupling of certain

smaller-scale aspects of growth and maturation in these extinct humans in the transition from the childhood to the juvenile stage. Although the implications of this are unknown, they may be related to the characteristically expanded Neandertal torso (36, 37) or to ongoing growth of the neuraxis. Together, these findings suggest that late Neandertal neural growth pattern exhibits a degree of modularity relative to dental development, something also detected in gorillas (38).

Clarifying differences and similarities in growth patterns between extinct humans, especially Neandertals, and modern humans helps us better define our own phylogenetic history. The distinctive pattern of vertebral maturation and

extended brain growth might reflect the Neandertal physiology and ontogenetic energy constraints rather than defining a fundamental difference in the overall pace of growth in this species of *Homo*.

#### REFERENCES AND NOTES

1. E. Trinkaus, R. L. Tompkins, "The Neanderthal life-cycle. The possibility, probability, and perceptibility of contrasts with recent humans," in *Primate Life History and Evolution*, C. J. Derousseau, Ed. (Wiley, 1990), vol. 14, pp. 153–180.
2. C. W. Kuzawa et al., *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **111**, 13010–13015 (2014).
3. B. Bogin, *Patterns of Human Growth* (Cambridge Univ. Press, 1999).
4. M. S. Ponce de León et al., *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **105**, 13764–13768 (2008).



5. S. R. Leigh, *Evol. Anthropol.* **10**, 223–236 (2001).
6. S. R. Leigh, *Evol. Biol.* **39**, 587–599 (2012).
7. A. Rosas et al., *Cuaternario Geomorfol.* **29**, 77 (2015).
8. C. Lalueza-Fox et al., *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **108**, 250–253 (2011).
9. A. Estalrich, A. Rosas, *J. Hum. Evol.* **80**, 51–63 (2015).
10. L. T. Humphrey, *Am. J. Phys. Anthropol.* **105**, 57–72 (1998).
11. J. A. Martín-González, A. Mateos, I. Goikoetxea, W. R. Leonard, J. Rodríguez, *J. Hum. Evol.* **63**, 140–149 (2012).
12. R. García-González et al., *L'Anthropologie* **113**, 222–232 (2009).
13. T. D. Weaver et al., *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **113**, 6472–6477 (2016).
14. E. F. Kranioti et al., *Anat. Rec.* **292**, 1764–1770 (2009).
15. S. L. Robson, B. Wood, *J. Anat.* **212**, 394–425 (2008).
16. T. Cabana, P. Jolicoeur, J. Michaud, *Am. J. Hum. Biol.* **5**, 93–99 (1993).
17. F. V. Ramirez Rozzi, J. M. Bermudez de Castro, *Nature* **428**, 936–939 (2004).
18. T. M. Smith et al., *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **107**, 20923–20928 (2010).
19. J. Moggi-Cecchi, P. V. Tobias, A. D. Beynon, *Am. J. Phys. Anthropol.* **106**, 425–465 (1998).
20. T. M. Smith et al., *PLOS ONE* **10**, e0118118 (2015).
21. A. Le Cabec, N. Tang, P. Tafforeau, *PLOS ONE* **10**, e0123019 (2015).
22. M. C. Dean, H. M. Liversidge, *Ann. Hum. Biol.* **42**, 415–429 (2015).
23. J.-J. Hublin et al., *Nature* **546**, 289–292 (2017).
24. T. M. Smith et al., *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **104**, 6128–6133 (2007).
25. P. Tafforeau, J. P. Zermeno, T. M. Smith, *J. Hum. Evol.* **62**, 424–428 (2012).
26. L. L. Shackelford, A. E. Stinespring Harris, L. W. Konigsberg, *Am. J. Phys. Anthropol.* **147**, 227–253 (2012).

27. M. C. Dean, B. H. Smith, "Growth and development of the Nariokotome youth, KNM-WT 15000," in *The First Humans: Origin and Early Evolution of the Genus Homo*, F. E. Grine, J. G. Fleagle, R. E. Leakey, Eds. (Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology Series, Springer, 2009), pp. 101–120.
28. J. L. Thompson, A. J. Nelson, *Hum. Nat.* **22**, 249–280 (2011).
29. H. Coqueugnot, J.-J. Hublin, *Period. Biol.* **109**, 379 (2007).
30. P. Gunz, S. Neubauer, B. Maureille, J.-J. Hublin, *Curr. Biol.* **20**, R921–R922 (2010).
31. J.-J. Hublin, S. Neubauer, P. Gunz, *Philos. Trans. R. Soc. London Ser. B* **370**, 20140062 (2015).
32. M. S. Ponce de León, C. P. E. Zollikofer, *Nature* **412**, 534–538 (2001).
33. M. Bastir, P. O'Higgins, A. Rosas, *Proc. Biol. Sci.* **274**, 1125–1132 (2007).
34. O. Kondo, Y. Dodo, T. Akazawa, S. Muhsen, *J. Hum. Evol.* **38**, 457–473 (2000).
35. Y. Dodo, O. Kondo, S. Muhsen, T. Akazawa, in *Neandertals and Modern Humans in Western Asia* (2002), pp. 323–338.
36. R. G. Franciscus, S. E. Churchill, *J. Hum. Evol.* **42**, 303–355 (2002).
37. D. García-Martínez et al., *J. Hum. Evol.* **70**, 69–72 (2014).
38. G. A. Macho, J. A. Lee-Thorp, *PLOS ONE* **9**, e102794 (2014).

#### ACKNOWLEDGMENTS

We thank the entire excavation team working at El Sidrón, as well as the other members of the Paleoanthropology Group of MNCN-CSIC, including S. García-Vargas, J. M. Baquero, and D. Oropesa. We are grateful to the NESPOS Society and the professionals behind it, as well as to the following institutions and scholars for providing CT data: A. Balzeau, Muséum National d'Histoire Naturelle Paris; C. Stringer and R. Krusynski, Natural History Museum, London; F. Spoor, University College London; and P. Semal, Royal

Belgian Institute of Natural Sciences, Brussels. We thank H. Coqueugnot [CNRS–PACIA (De la Préhistoire à l'Actuel: Culture, Environnement et Anthropologie)] for advice on cranial reconstruction. We thank Clínica Ruber for technical support with CT scans and radiographs. We also thank the following curators and researchers for granting access to skeletal collections: J. Alves and S. García (Museu Nacional de História Natural e da Ciência, Lisbon); A. L. Santos, S. Wasterlain, T. Ferreira, and the staff of DRYAS (Universidade de Coimbra); L. Jellema (Hamann-Todd Osteological Collection); J. Pastor (Universidad de Valladolid); M. Benito (Universidad Complutense de Madrid); and E. Gilissen (Royal Museum of Central Africa; Synthesys grant BE-TAF-4580 to L.R.). We also thank B. Bogin for the discussion of several aspects of the research with L.R. (José Castillejo visiting research grant CAS16/00108 to Loughborough University). A. Martínez helped with the figures. A.R. was supported by a grant from the Ministerio de Economía y Competitividad of Spain (CGL2016-75-109-P Convenio Principado de Asturias–Universidad de Oviedo CN-09-084). We additionally thank three anonymous referees for valuable suggestions. A.R., L.R., C.D., and H.L. wrote the manuscript. All authors contributed to the manuscript and the overall interpretation. L.R., A.R., and H.C. compiled osteological databases. H.L. and C.D. provided human dental databases. A.R., L.R., A.E., R.H., A.G.-T., and M.B. performed fossil anatomical identification and numerical analyses and discussed the results. C.L.-F. and M.R. provided paleogenetic and archeological background information. Original fossils from the El Sidrón site are housed at MNCN.

#### SUPPLEMENTARY MATERIALS

[www.sciencemag.org/content/357/6357/1282/suppl/DC1](http://www.sciencemag.org/content/357/6357/1282/suppl/DC1)  
Material and Methods  
Supplementary Text 1 to 8  
Figs. S1 to S24  
Tables S1 to S34  
References (39–146)

12 May 2017; accepted 27 July 2017  
10.1126/science.aan6463

## SUPPLEMENTARY TEXT 8: CRANIUM AND ENDOCAST

### Cranium reconstruction

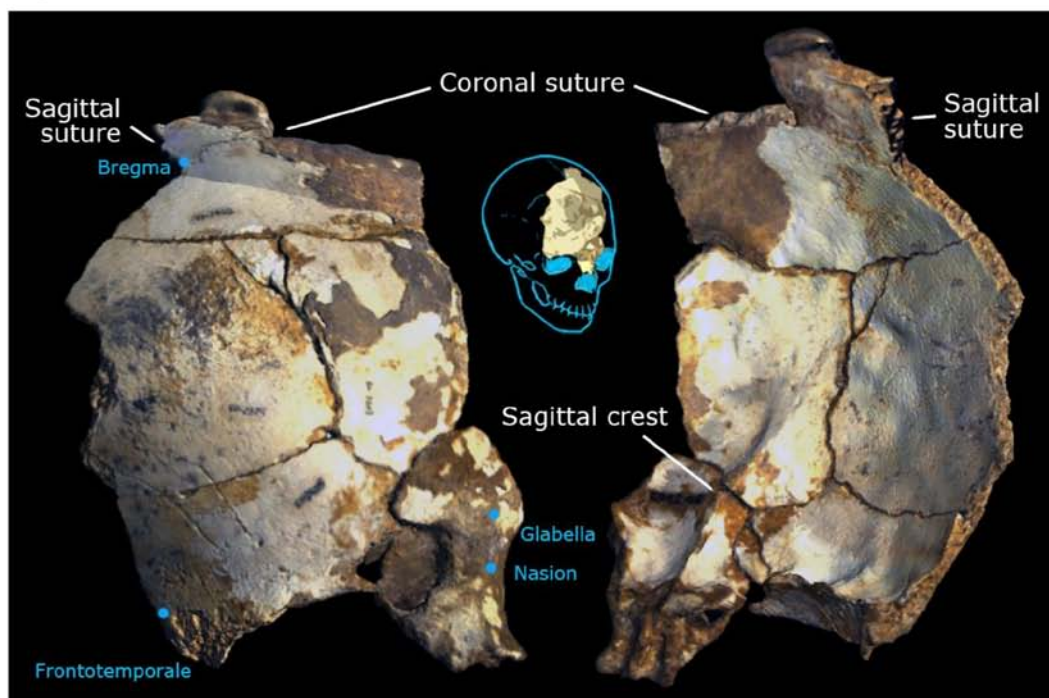
The reconstruction of the cranium of El Sidrón J1 was based on two major cranial portions. First, an occipito-parietal complex, composed by a reasonably complete occipital bone with a small fragment of left parietal (SD-2300), and a greater portion of the right parietal (SD-1616, SD-1722) which perfectly fits the lambdoid suture. Second, an incomplete frontal bone formed by several fragments (SD-2302, SD-2303, SD-2304, SD-2305 and SD-2307), and a small fragment of the left parietal bone. None of these specimens presented significant taphonomic deformations. Working in a virtual environment based on computed tomography and surface scans of the original fossils, we reconstructed the cranium of El Sidrón J1 in order to generate a virtual endocast and obtain volume estimations. Several virtual methods and tools were used, having previously demonstrated their accuracy and efficiency in reconstructing fragmented and incomplete anatomical structures, especially crania(51-53, 128).

We first reconstructed the absent parts of the crania by mirroring the preserved parts and then by using bilateral symmetry and anatomical coherence for their positioning. Some anatomical structures such as the internal sagittal crest for the attachment of the *falx cerebri*, present in both frontal and occipital fragments (Figs. S15,S16), helped in the bilateral symmetry-based process of reconstruction and positioning.

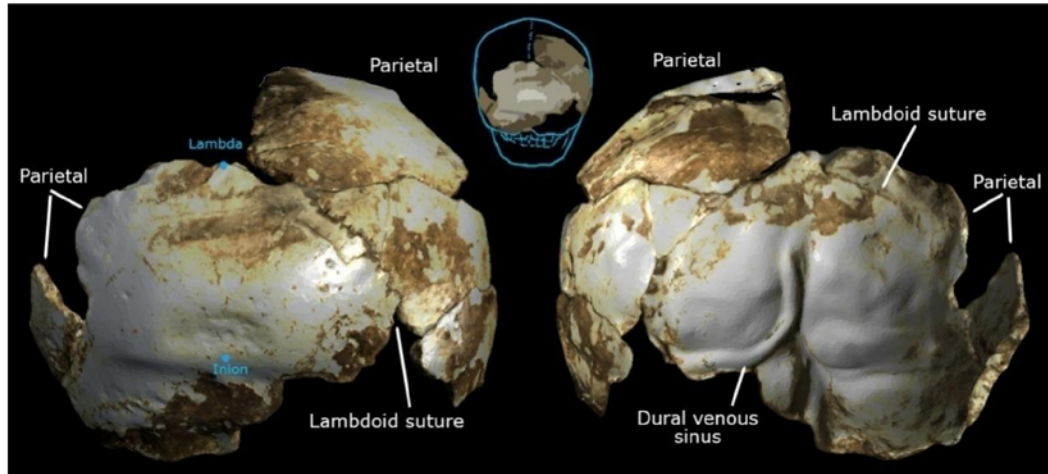
Subsequently, since there was no anatomical connection between the occipito-parietal and frontal portions, it was necessary to employ the skull of another Neandertal child as a template for positioning the reconstructed bones of El Sidrón J1. The critical point was estimating the distance between the frontal and occipital bones, or distance between

bregma and lambda, two relevant landmarks preserved in the partial cranium of El Sidrón J1 (Figs. S15,S16). In order to choose the most appropriate Neandertal specimen, a sample comprising immature (age range of 3-11 years old) and adult Neandertals, and between 5 to 23 immature anatomically modern *Homo sapiens* was studied (Table S32). This sample was gathered from virtual specimens and scientific-quality replicas, and the analyses were further complemented with published data. The following working sequence was followed.

**Fig. S15.** El Sidrón J1 fronto-parietal specimen in exocranial (left image) and endocranial (right image) views, showing some significant landmarks (in cyan) and anatomical features preserved in the fossil. The sketch in the middle illustrates the dimensions and anatomical position of the fragment.



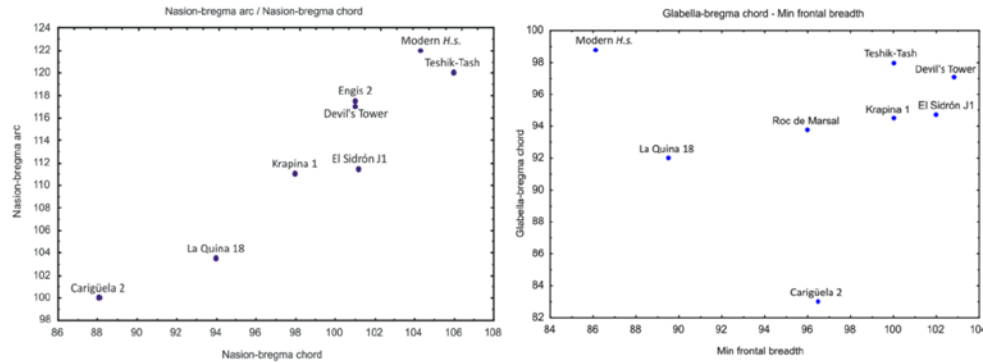
**Fig. S16.** El Sidrón J1 occipito-parietal specimen in exocranial (left image) and endocranial (right image) views, showing some significant landmarks (in cyan) and anatomical features preserved in the fossil. The sketch in the middle illustrates the dimensions and anatomical position of the fragment.



First, we determined which Neandertal subadult cranium would be the most suitable as a template, using similarity in size as assessed by the available measurements, and consistency in age with El Sidrón J1. Measurements of length and width of the frontal bone such as nasion-bregma, glabella-bregma and minimum frontal breadth were taken and represented in scatterplots (Fig. S17). It can be observed that Krapina 1(129) was the closest specimen to El Sidrón J1 for nasion-bregma variables (arc and chord), excluding Roc de Marsal, which is an infant of about 3 years old, far from the estimated age of El Sidrón J1. With regard to glabella-bregma chord and minimum frontal breadth (relation of the length and width of the frontal bone), Krapina 1 appeared also as the most similar specimen to El Sidrón J1.

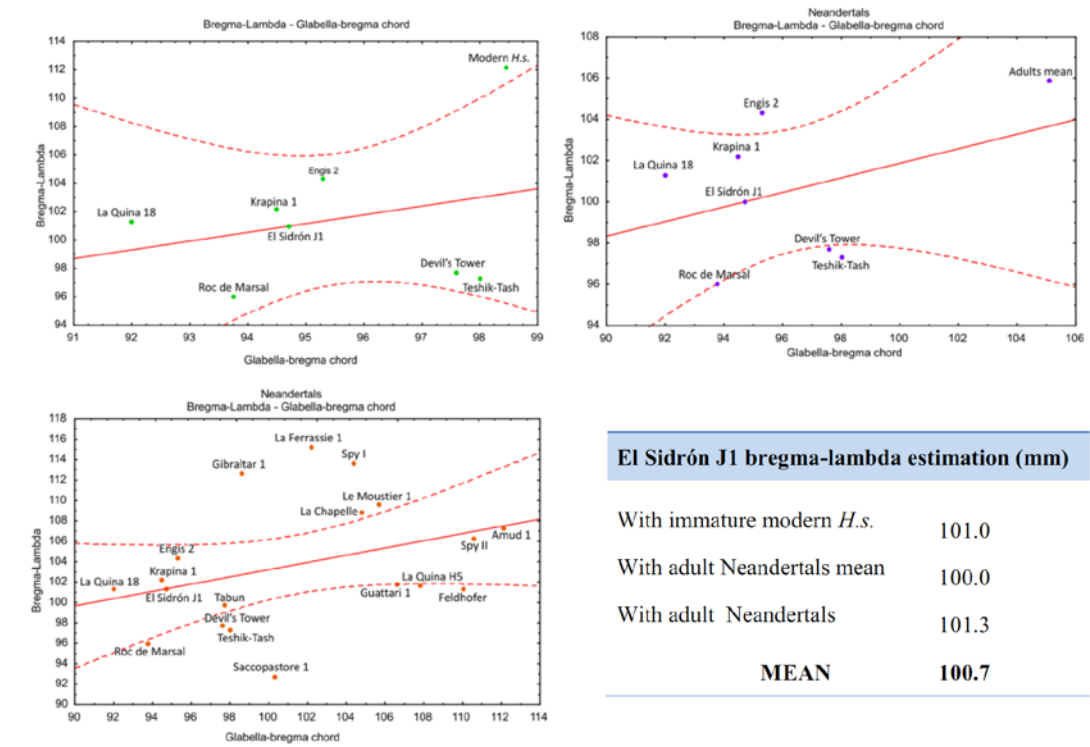


**Fig. S17.** Scatterplots of cranial measurements (in mm). Left image: nasion-bregma arc against nasion-bregma chord distances. Note that the closest juvenile specimen to El Sidrón J1 is Krapina 1 (since Roc de Marsal is an infant of about 3 years old). Right image: glabella-bregma chord against minimum frontal breadth. Krapina 1 is here also the closest specimen to El Sidrón J1.



Second, we used predicted values from regression equations in order to calculate the bregma-lambda distance (frontal-occipital) of El Sidrón J1. Three different samples were used for the prediction (Table S32, Fig. S18): the pooled immature Neandertal and modern *H.s.* specimens (predicted bregma-lambda for El Sidrón J1 was 101 mm); immature Neandertals and mean adult Neandertal value (predicted bregma-lambda for El Sidrón J1 was 100 mm); immature Neandertals and adult Neandertal specimens (predicted bregma-lambda for El Sidrón J1 was 101.3 mm). The three predicted values for El Sidrón J1 were consistent, and again the closest specimen to El Sidrón J1 was Krapina 1 (Fig. S18 and S19).

**Fig. S18.** Scatterplots of cranial measurements (in mm) with regression line and confidence bands (0.95) and table of estimated values for bregma-lambda. The variables represented are glabella-bregma and bregma-lambda chords. The value to be predicted for El Sidrón J1 is bregma-lambda (distance between frontal and occipital bones). Left upper graph: immature neandertals and modern *H. sapiens* sample. Right upper graph: neandertal sample of immature and mean of adults. Left lower graph: neandertal sample of immature (blue) and adults. Right lower table: overview of the predicted values according to the regression line.



**Table S32.** Variables and data used in the analyses of the Neandertal (immature and adults) sample and juvenile anatomically modern *H. sapiens*.

Specimens	Age	MFB	EV	BL-chord	GB-chord	NB-chord	NB-arc
El Sidrón J1	7.7	102	1330.57	100.7	94.7	101.2	111.4
Krapina 1	6-8 <sup>1</sup>	100 <sup>1</sup>	1293 <sup>2</sup>	102.2	94.5 <sup>1</sup>	98 <sup>1</sup>	111 <sup>1</sup>
Engis 2	4-5 <sup>1</sup>	94 <sup>1</sup>	1440 <sup>2</sup>	104.3	95.3 <sup>1</sup>	101 <sup>1</sup>	117.5 <sup>1</sup>
Roc de Marsal	3 <sup>4</sup>	96 <sup>4</sup>	1325 <sup>2</sup>	96	93.7	101 <sup>4</sup>	115 <sup>4</sup>
La Quina 18	7-8 <sup>1</sup>	89.5 <sup>1</sup>	1266 <sup>2</sup>	101.3	92 <sup>1</sup>	94 <sup>1</sup>	103.5 <sup>1</sup>
Teshik-Tash	10-11 <sup>1</sup>	100 <sup>1</sup>	1507 <sup>2</sup>	97.3	98 <sup>1</sup>	106 <sup>1</sup>	120 <sup>1</sup>
Devil's Tower	7-8 <sup>1</sup>	102.8 <sup>1</sup>	1400 <sup>2</sup>	97.7	97.6 <sup>1</sup>	101 <sup>1</sup>	117 <sup>1</sup>
La Chaise 16	-	-	-	-	89.6 <sup>1</sup>	-	-
Carigüela 2	6 <sup>1</sup>	96.5 <sup>1</sup>	-	-	83	88.1 <sup>1</sup>	100 <sup>1</sup>
Modern <i>H.s.</i>	6-8 <sup>1</sup>	86.1 <sup>1</sup>	-	109.2 <sup>1</sup>	98.8	104.3 <sup>1</sup>	122 <sup>1</sup>
Le Moustier 1	Adolesce	108.7	1565 <sup>3</sup>	109.6	105.6		
Gibraltar 1	Adult	99.5	1200 <sup>3</sup>	112.6	98.6 <sup>1</sup>		
Guattari 1	Adult	108.3	1360 <sup>3</sup>	101.7	106.6		
La Chapelle	Adult	107.9	1625 <sup>3</sup>	108.8	104.8		
La Ferrassie 1	Adult	107.8	1640 <sup>3</sup>	115.1	102.2		
Saccopastore 1	Adult	100.8	1245 <sup>3</sup>	92.7	100.3		
Spy I	Adult	101.1	1305 <sup>3</sup>	113.6	104.4		
Spy II	Adult	108.3	1553 <sup>3</sup>	106.3	110.6		
Tabun	Adult	98.1	1271 <sup>3</sup>	99.7	97.7		
Feldhofer	Adult	104.2	1525 <sup>3</sup>	101.2	110.0		
La Quina H5	Adult	104.4	1172 <sup>3</sup>	101.7	107.8		
Amud 1	Adult	108.4	1740 <sup>3</sup>	107.2	112.1		
Adult mean			1518.5 <sup>5</sup>				
			1494 <sup>6</sup>				
			1571.8 <sup>7</sup>				
			1498 <sup>8,9</sup>				
Consensus			1520				

MFB: Minimum frontal breadth. EV: Endocranial volume. BL-chord: Bregma-lambda chord.

GB-chord: Glabella-bregma chord. NB-chord: Nasion-bregma chord. NB-arc: Nasion-Bregma

arc. Data in mm; endocranial volume, in cm<sup>3</sup>. Numbers in superscript indicate the source of data,

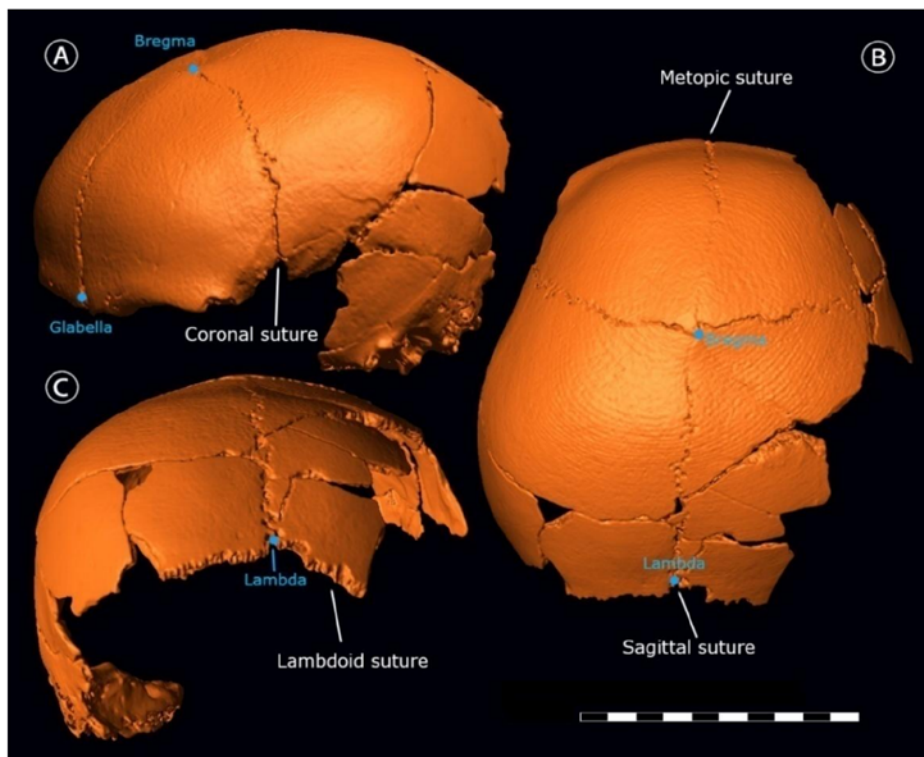
otherwise they come from the authors: 1(129), 2(29), 3(130), 4(131). A consensus adult

Neandertal brain volume of 1520 cm<sup>3</sup> was used as an average of four previously published

estimations: 5(1), 6(132), 7(133), 8(130), 9(134).

Third, considering that Krapina 1 was the closest in size to El Sidrón J1 and presents a similar estimated age (Table S32), this immature Neandertal was considered the most appropriate for the virtual reconstruction of the El Sidrón J1 cranium, with the aim of generating an endocast. Krapina 1 is a fragmentary skull composed of a nearly complete frontal bone, partial right and left parietals, and a reasonably complete left temporal (Fig. S19). It lacks the entire occipital bone, but preserves the lambdoid suture, which outlines the occipital bone. Besides, lambda can be identified unambiguously. Bregma and Glabella are preserved and easily identifiable, together with other anatomical features such as the internal sagittal crest, useful for positioning the cranial fragments of El Sidrón J1.

**Fig. S19.** 3D aspect of Krapina 1 partial skull. A: antero-lateral left side view, where the temporal region is preserved; B: superior view and C: posterior view, note that the lambdoid suture helps in part to remedy the lack of the occipital bone. Some remarkable anatomical features (sutures and landmarks) have been recorded in the figure. Scale bar in cm.





## **Endocranial volume estimation**

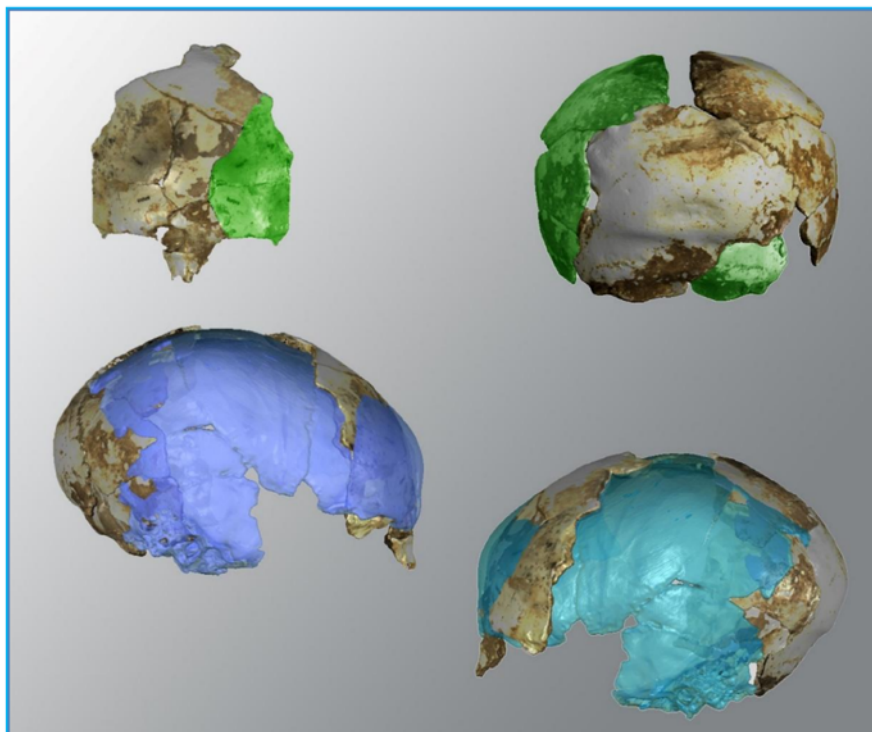
### Endocasts

The following two methods were applied to generate an endocast of El Sidrón J1 for subsequent estimation of endocranial volume (EV) (Fig. S20).

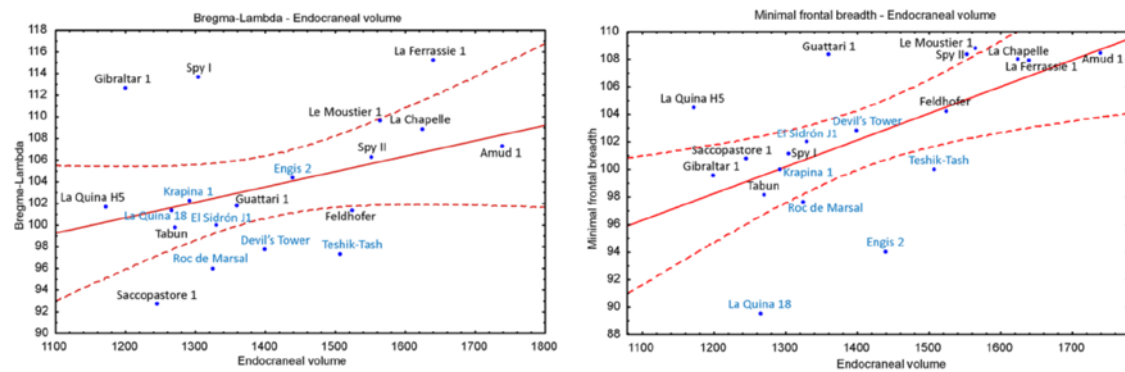
- Method 1. The previously mirrored frontal and occipito-parietal bone fragments of El Sidrón J1 were superimposed upon Krapina 1, adjusting the corresponding landmarks and looking for the best adjustment and anatomical coherence. The morphological differences between El Sidrón J1 and Krapina 1 fragments and some slight taphonomical effects did not allow a perfect fit. Thus, the optimal adjustment was a consensus. The temporal bone of Krapina 1 (mirrored to cover both sides) and the cerebellar area of the El Sidrón J1 occipital, were both used to delimit part of the basal region of the cranium. The curvature of the cranial vault was given by the projection of the El Sidrón J1 frontal and occipital bones. Some missing parts, such as the roof of the orbits (frontal lobes base), were reconstructed according to known standard anatomy of that particular region in Neandertals. Finally, by means of lengthening all those boundaries to match the bones with each other while controlling for anatomical consistency, a closed 3D endocast was obtained which yielded an EV of 1371.91cm<sup>3</sup>.
- Method 2. The rationale is basically the same as that in Method 1, but for the distance between the frontal and occipital bones the bregma-lambda mean value predicted by the regression analyses (100.76 mm, Fig. S18) was used. The corresponding EV was 1289.22 cm<sup>3</sup>, slightly lower than the previous one.

Considering both approaches, a mean value of  $1330.57 \text{ cm}^3$  was proposed for El Sidrón J1. Once the EV was obtained, its coherence within the Neandertal intraspecific range of variation was tested according to the external craniometrical measurements. In Fig. S21 it can be observed that the estimated EV of El Sidrón J1 falls within the values of Neandertal immatures, approaching the  $1325 \text{ cm}^3$  of Roc de Marsal (3 years old) or  $1293 \text{ cm}^3$  Krapina 1 (6-8 years old). The slightly older Teshik Tash male juvenile (10-11 years old) presents a clearly larger EV ( $1507 \text{ cm}^3$ ), similar to the adult males. The estimated volume of El Sidrón J1 is similar to adult Neandertal females such as Spy I, with the possible difference between El Sidrón J1 and its final adult value similar to the difference between males and females, pointing to the importance of sex estimation.

**Fig. S20.** El Sidrón J1 frontal (top left) and occipito-parietal (top right) original fragments and the mirrored areas (green) in anatomical position. Below, they are shown positioned over the corresponding Krapina 1 frontal and occipital bones, in lateral right and left views, following anatomical criteria and pursuing the best consensus adjustment.



**Fig. S21.** Scatterplots of endocranial volume (in cm<sup>3</sup>) with regression line and confidence bands. Left graph: Bregma-Lambda against EV of immature (blue) and adults Neandertals. Right graph: Minimal frontal breadth against EV.



### Occipital bone centroid size

We essayed another method of EV estimation based on the lineal relationship between the size of the occipital bone (geometric morphometrics centroid size) and the endocranial volume (EV). Two occipital specimens from El Sidrón were used: the occipital from El Sidrón J1 (SD-2300) and an adult occipital (SD-1219)(135). The reference sample comprised 9 adult Neandertal and 20 modern human complete skulls (digital models from the Oloriz collection(135)). The EVs for this reference sample were obtained with Mimics 8.1 (Materialise) by virtually filling each skull, creating a 3D endocast from which the software automatically obtained the volume (Table S33). Centroid size (CS) was calculated from a set of nine 3D landmarks measured on the occipital bone of each crania (Fig. S22). EV was regressed on CS for the Neandertal and modern human subsamples. EV could be predicted from CS in both modern humans ( $EV = -243.6349 + 104.8581 \cdot CS$ ,  $R^2 = 0.4537$ ,  $p = 0.0016$ ), and Neandertals ( $EV = -953.5652 + 153.56 \cdot CS$ ,  $R^2 = 0.5403$ ,  $p = 0.0598$ ). The Neandertal equation predicts an EV of

1253.23 cm<sup>3</sup> for El Sidrón J1, and of 1448 cm<sup>3</sup> for the adult occipital SD-1219. The Neandertal adult mean (*sensu* Holloway *et al.* 2004(130))  $\pm$  2SD (1499 $\pm$ 270 cm<sup>3</sup>) interval of EV ranges from 1228.6 to 1769.4 cm<sup>3</sup>. Within this interval, the estimated EV of El Sidrón J1 (1253.53 cm<sup>3</sup>) is placed at the lower end, while the estimated EV of the adult occipital SD-1219 (1448.26 cm<sup>3</sup>) is fairly close to the mean. These results support the hypothesis of unfinished EV growth in El Sidrón J1. However, predictions derived from this method have to be considered as a relative estimation of the endocranial volume rather than an absolute assessment of that volume.

**Table S33.** Data used in the lineal regression analyses for brain volume prediction.

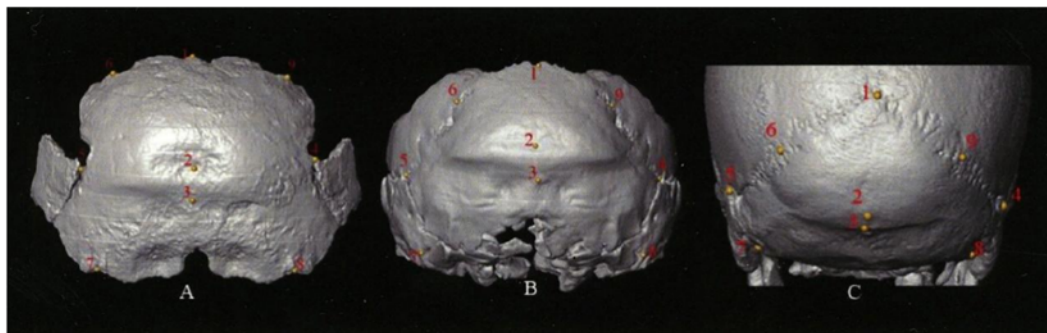
Specimen	Brain volume (cm <sup>3</sup> )	Centroid size
<b>Neandertals</b>		
<b>El Sidrón J1</b>	1253.2 <sup>#</sup>	14.6
SD-1219	1448.2 <sup>#</sup>	15.6
La Ferrassie I	1640 *	15.4
La Chapelle	1625 *	16.3
Guattari I	1360 *	15.9
Spy I	1305 *	15.2
Spy II	1553 *	15.9
Tabun I	1271 *	15.1
Amud	1740 *	17.7
<b>Modern humans</b>		
Ol-1197	1343.3	15.2
Ol-1199	1192.3	14.5
Ol-1428	1195.7	14.4
Ol-1451	1296.9	15.6
Ol-1459	1292.3	14.9
Ol-1893	1398.8	15.1
Ol-1899	1258.6	13.6
Ol-1912	1135.5	14.3
Ol-1928	1171.6	14.4
Ol-794	1257.2	14.4



Specimen	Brain volume (cm <sup>3</sup> )	Centroid size
Ol-866	1444.3	15.3
Ol-1068	1446.9	15.7
Ol-1112	1237.5	13.9
Ol-1861	1411.8	14.6
Ol-1862	1412	15
Ol-2009	1381.9	15.8
Ol-2053	1353.6	14.4

# Estimated value; \*After Holloway *et al.* (2004)(130).

**Fig. S22.** Set of landmarks used for the centroid size estimation. 1.- Lambda; 2.- Most depressed point in the suprainic fossa; 3.- Inion; 4.- Right Asterion; 5 Left Asterion; 6: middle point between landmarks 1 and 5 in the exocranium; 7.- located at the occipitomastoid suture, at the beginning of the left mastoid incisura; 8.- located at the occipitomastoid suture, at the beginning of the right mastoid incisura; 9.- middle point between landmarks 1 and 4 on the exocranium. A: SD-2300; B: SD-1219; COI-899.

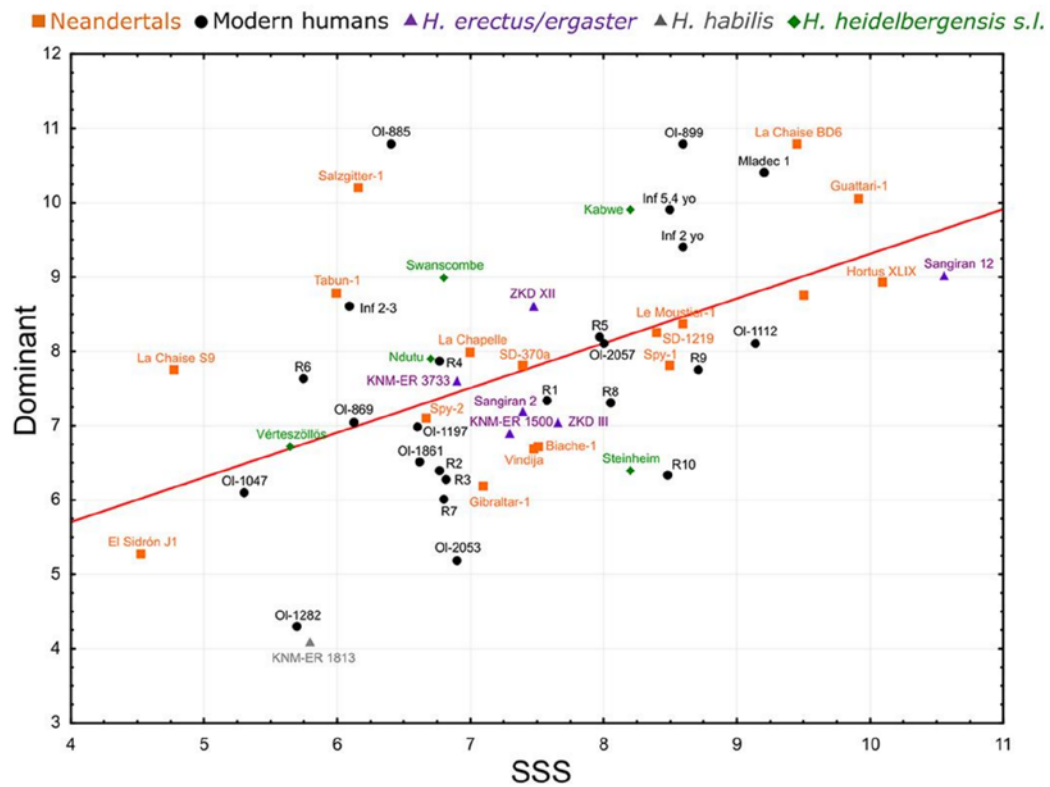


### Size of the dural sinuses

The occipital of El Sidrón J1 presented a right dominant dural venous sinuses pattern: the superior sagittal sinus (SSS) continues to the right transverse sinus (RTS), with no appreciable connection to the left transverse sinus (LTS). Right and left systems are clearly separated, and noticeable, the right transverse sinus is deviated from the sagittal crest at the level of the *torcular Herophili* region. A similar pattern has been found in other Neandertal occipitals, including specimens from El Sidrón, as described

previously(136, 137). Being the dominant, the RTS is bigger than the LTS, and the width measurements of the bony imprints of these sinuses were: SSS 4.53 mm, transition SSS-RTS 4.62 mm, RTS 5.28 mm and LTS 2.77 mm. A comparison of these measurements with a sample of 62 *Homo* fossil and extant specimens (Table S34 and Fig. S23) indicates that SD-2300 presents the smallest pair SSS-dominant sinus. This fact supports the hypothesis that SD-2300 would belong to an immature individual with a still-growing encephalon. This interpretation is further supported by the well-marked imprints of the cerebral sulci and gyri in both the occipital and frontal bones of El Sidrón J1.

**Fig. S23.** Scatterplot of widths of the dural sinuses: superior sagittal sinus (SSS) against dominant sinus. Note that El Sidrón SD-2300 (first specimen on the left side, inside de circle close to the Y axis) is the smallest of the sample, below even other much younger specimens.



**Table S34.** Width in mm of the imprints of the dural sinuses in *Homo* fossil and extant species, including some immature of known age (highlighted in bold).

Specimen	Species	SSS	Dominant (side)	Data
<b>KNM-ER 1813</b>	<i>H. habilis</i>	5.8	4.1 (L)	Virtual
<b>KNM-ER 3733</b>	<i>H. ergaster</i>	6.9	7.6 (R)	Virtual
<b>KNM-ER 1500</b>	<i>H. ergaster</i>	7.3	6.9 (R)	Virtual
<b>Sangiran 2</b>	<i>H. erectus</i>	7.4	7.2 (L)	Virtual
<b>Sangiran 12</b>	<i>H. erectus</i>	10.5	9.0 (R)	Cast
<b>ZKD XII</b>	<i>H. erectus</i>	7.4	8.6 (R)	Cast
<b>ZKD III</b>	<i>H. erectus</i>	7.6	7.0 (R)	Cast
<b>Kabwe</b>	<i>H. heidelbergensis s.l.</i>	8.2	9.9 (R)	Virtual
<b>Ndutu</b>	<i>H. heidelbergensis s.l.</i>	6.7	7.9 (R)	Virtual
<b>Swanscombe</b>	<i>H. heidelbergensis s.s.</i>	6.8	9.0 (L)	Virtual
<b>Steinheim</b>	<i>H. heidelbergensis s.s.</i>	8.2	6.4 (R)	Virtual
<b>Vértesszöllös</b>	<i>H. heidelbergensis s.s.</i>	5.6	6.7 (R)	Cast
<b>Gibraltar-1</b>	<i>H. neanderthalensis</i>	7.1	6.2 (R)	Virtual
<b>Biache-1</b>	<i>H. neanderthalensis</i>	7.5	6.7 (R)	Cast
<b>La Chaise S12</b>	<i>H. neanderthalensis</i>	9.5	8.7 (R)	Cast
<b>La Chaise S9</b>	<i>H. neanderthalensis</i>	4.7	7.7 (R)	Cast
<b>La Chaise BD6</b>	<i>H. neanderthalensis</i>	9.4	10.9 (R)	Cast-Virtual
<b>Vindija</b>	<i>H. neanderthalensis</i>	7.4	6.6 (R)	Cast
<b>Guattari-1</b>	<i>H. neanderthalensis</i>	9.9	10.7 (R)	Virtual
<b>Hortus XLIX</b>	<i>H. neanderthalensis</i>	10.0	8.9 (R)	Original
<b>Salzgitter-1</b>	<i>H. neanderthalensis</i>	6.1	10.0 (L)	Virtual
<b>Le Moustier-1</b>	<i>H. neanderthalensis</i>	8.5	8.3 (R)	Virtual
<b>Tabun-1</b>	<i>H. neanderthalensis</i>	6.0	8.8 (R)	Virtual
<b>Spy-1</b>	<i>H. neanderthalensis</i>	8.5	7.8 (L)	Virtual
<b>Spy-2</b>	<i>H. neanderthalensis</i>	6.6	7.1 (R)	Virtual
<b>La Chapelle</b>	<i>H. neanderthalensis</i>	7.0	8.0 (R)	Virtual
<b>SD-1219</b>	<i>H. neanderthalensis</i>	8.4	8.2 (R)	Original
<b>SD-370<sup>a</sup></b>	<i>H. neanderthalensis</i>	7.4	7.8 (R)	Original



Specimen	Species	SSS	Dominant (side)	Data
SD-2300	<i>H. neanderthalensis</i>	4.5	5.2 (R)	Original
Mladec 1	<i>H. sapiens</i>	9.2	10.0 (R)	Virtual
Inf. 5.4 years	<i>H. sapiens</i>	8.5	9.9 (R)	Virtual
Inf. 2 years	<i>H. sapiens</i>	8.6	9.4 (R)	Virtual
Inf. 2-3 years	<i>H. sapiens</i>	6.1	8.6 (L)	Virtual
OI-885	<i>H. sapiens</i>	6.4	10.0 (R)	Virtual
OI-899	<i>H. sapiens</i>	8.6	10.8 (R)	Virtual
OI-1197	<i>H. sapiens</i>	6.6	7.0 (L)	Virtual
OI-1047	<i>H. sapiens</i>	5.3	6.1 (R)	Virtual
OI-2057	<i>H. sapiens</i>	8.0	8.1 (L)	Virtual
OI-869	<i>H. sapiens</i>	6.1	7.0 (R)	Virtual
OI-1112	<i>H. sapiens</i>	9.1	8.1 (R)	Virtual
OI-1282	<i>H. sapiens</i>	5.7	4.2 (R)	Virtual
OI-1861	<i>H. sapiens</i>	6.6	6.5 (L)	Virtual
OI-2053	<i>H. sapiens</i>	6.9	5.2 (L)	Virtual
R1	<i>H. sapiens</i>	7.5	7.3 (R)	Original
R2	<i>H. sapiens</i>	6.7	6.3 (R)	Original
R3	<i>H. sapiens</i>	6.8	6.2 (R)	Original
R4	<i>H. sapiens</i>	6.7	7.8 (R)	Original
R5	<i>H. sapiens</i>	7.9	8.1 (R)	Original
R6	<i>H. sapiens</i>	5.7	7.6 (L)	Original
R7	<i>H. sapiens</i>	6.8	6.0 (R)	Original
R8	<i>H. sapiens</i>	8.0	7.3 (R)	Original
R9	<i>H. sapiens</i>	8.7	7.7 (R)	Original
R10	<i>H. sapiens</i>	8.4	6.3(R)	Original

SSS: superior sagittal sinus; SSS-TS transition between the SSS and the dominant sinus (right or left); RTS: right transverse sinus; LTS: left transverse sinus. Modified (increased with AMH cases) from Rosas *et al.* 2008(137).

## Reference and Notes

1. E. Trinkaus, R. L. Tompkins, "The Neanderthal life-cycle. The possibility, probability, and perceptibility of contrasts with recent humans," in *Primate Life History and Evolution*, C. J. Derousseau, Ed. (Wiley, 1990), vol. 14, pp. 153–180.
2. C. W. Kuzawa, H. T. Chugani, L. I. Grossman, L. Lipovich, O. Muzik, P. R. Hof, D. E. Wildman, C. C. Sherwood, W. R. Leonard, N. Lange, Metabolic costs and evolutionary implications of human brain development. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **111**, 13010–13015 (2014). doi:10.1073/pnas.1323099111 Medline
3. B. Bogin, *Patterns of Human Growth* (Cambridge Univ. Press, 1999).
4. M. S. Ponce de León, L. Golovanova, V. Doronichev, G. Romanova, T. Akazawa, O. Kondo, H. Ishida, C. P. Zollikofer, Neanderthal brain size at birth provides insights into the evolution of human life history. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **105**, 13764–13768 (2008). doi:10.1073/pnas.0803917105 Medline
5. S. R. Leigh, Evolution of human growth. *Evol. Anthropol.* **10**, 223–236 (2001). doi:10.1002/evan.20002
6. S. R. Leigh, Brain size growth and life history in human evolution. *Evol. Biol.* **39**, 587–599 (2012). doi:10.1007/s11692-012-9168-5
7. A. Rosas *et al.*, Paleoanthropological research of the neanderthal fossils from El Sidron (Asturias, Spain). *Cuaternario Geomorfol.* **29**, 77 (2015).
8. C. Lalucua-Fox, A. Rosas, A. Estalrich, E. Gigli, P. F. Campos, A. García-Tabernero, S. García-Vargas, F. Sánchez-Quinto, O. Ramírez, S. Civit, M. Bastir, R. Huguet, D. Santamaría, M. T. P. Gilbert, E. Willerslev, M. de la Rasilla, Genetic evidence for patrilineal mating behavior among Neanderthal groups. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **108**, 250–253 (2011). doi:10.1073/pnas.1011553108 Medline
9. A. Estalrich, A. Rosas, Division of labor by sex and age in Neanderthals: An approach through the study of activity-related dental wear. *J. Hum. Evol.* **80**, 51–63 (2015). doi:10.1016/j.jhevol.2014.07.007 Medline
10. L. T. Humphrey, Growth patterns in the modern human skeleton. *Am. J. Phys. Anthropol.* **105**, 57–72 (1998). doi:10.1002/(SICI)1096-8644(199801)105:1<57::AID-AJPA6>3.0.CO;2-A Medline
11. J. A. Martín-González, A. Mateos, I. Goikoetxea, W. R. Leonard, J. Rodríguez, Differences between Neanderthal and modern human infant and child growth models. *J. Hum. Evol.* **63**, 140–149 (2012). doi:10.1016/j.jhevol.2012.04.005 Medline
12. R. García-González, J. M. Carretero, L. Rodríguez, A. Gómez-Olivencia, J. L. Arsuaga, J. M. B. Castro, E. Carbonell, I. Martínez, C. Lorenzo, An analytical study of a complete subadult clavicle of *Homo antecessor* (Gran Dolina Site, Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain). *L'Anthropologie* **113**, 222–232 (2009). doi:10.1016/j.anthro.2008.12.002
13. T. D. Weaver, H. Coqueugniot, L. V. Golovanova, V. B. Doronichev, B. Maureille, J.-J. Hublin, Neonatal postcrania from Mezmaiskaya, Russia, and Le Moustier, France, and the development of Neanderthal body form. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **113**, 6472–6477 (2016). doi:10.1073/pnas.1523677113 Medline
14. E. F. Kranioti, A. Rosas, S. García-Vargas, A. Estalrich, M. Bastir, A. Peña-Melián, Remodeling patterns of occipital growth: A preliminary report. *Anat. Rec.* **292**, 1764–1770 (2009). doi:10.1002/ar.20997 Medline
15. S. L. Robson, B. Wood, Hominin life history: Reconstruction and evolution. *J. Anat.* **212**, 394–425 (2008). doi:10.1111/j.1469-7580.2008.00867.x Medline
16. T. Cabana, P. Jolicœur, J. Michaud, Prenatal and postnatal growth and allometry of stature, head circumference, and brain weight in Québec children. *Am. J. Hum. Biol.* **5**, 93–99 (1993). doi:10.1002/ajhb.1310050113 Medline
17. F. V. Ramirez Rozzi, J. M. Bermudez de Castro, Surprisingly rapid growth in Neanderthals. *Nature* **428**, 936–939 (2004). doi:10.1038/nature02428 Medline
18. T. M. Smith, P. Tafforeau, D. J. Reid, J. Pouech, V. Lazzari, J. P. Zermeno, D. Guatelli-Steinberg, A. J. Olejniczak, A. Hoffman, J. Radovic, M. Makaremi, M. Toussaint, C. Stringer, J.-J. Hublin, Dental evidence for ontogenetic differences between modern humans and Neanderthals. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **107**, 20923–20928 (2010). doi:10.1073/pnas.1010906107 Medline
19. J. Moggi-Cecchi, P. V. Tobias, A. D. Beynon, The mixed dentition and associated skull fragments of a juvenile fossil hominid from Sterkfontein, South Africa. *Am. J. Phys. Anthropol.* **106**, 425–465 (1998). doi:10.1002/(SICI)1096-8644(199808)106:4<425::AID-AJPA2>3.0.CO;2-J Medline
20. T. M. Smith, P. Tafforeau, A. Le Cabec, A. Bonnin, A. Houssaye, J. Pouech, J. Moggi-Cecchi, F. Manthi, C. Ward, M. Makaremi, C. G. Menter, Dental ontogeny in pliocene and early pleistocene hominins. *PLOS ONE* **10**, e0118118 (2015). doi:10.1371/journal.pone.0118118 Medline
21. A. Le Cabec, N. Tang, P. Tafforeau, Accessing developmental information of fossil hominid teeth using new synchrotron microtomography-based visualization techniques of dental surfaces and interfaces. *PLOS ONE* **10**, e0123019 (2015). Medline
22. M. C. Dean, H. M. Liversidge, Age estimation in fossil hominins: Comparing dental development in early *Homo* with modern humans. *Ann. Hum. Biol.* **42**, 415–429 (2015). doi:10.3109/03014460.2015.1046488 Medline
23. J.-J. Hublin, A. Ben-Ncer, S. E. Bailey, S. E. Freidline, S. Neubauer, M. M. Skinner, I. Bergmann, A. Le Cabec, S. Benazzi, K. Harvati, P. Gunz, New fossils from Jebel Irhoud, Morocco and the pan-African origin of *Homo sapiens*. *Nature* **546**, 289–292 (2017). doi:10.1038/nature22336 Medline
24. T. M. Smith, P. Tafforeau, D. J. Reid, R. Grün, S. Eggins, M. Boutakiout, J.-J. Hublin, Earliest evidence of modern human life history in North African early *Homo sapiens*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **104**, 6128–6133 (2007). doi:10.1073/pnas.0700747104 Medline
25. P. Tafforeau, J. P. Zermeno, T. M. Smith, Tracking cellular-level enamel growth and structure in 4D with synchrotron imaging. *J. Hum. Evol.* **62**, 424–428 (2012). doi:10.1016/j.jhevol.2012.01.001 Medline
26. L. Shackelford, A. E. Stinespring Harris, L. W. Konigsberg, Estimating the distribution of probable age-at-death from dental remains of immature human fossils. *Am. J. Phys. Anthropol.* **147**, 227–253 (2012). doi:10.1002/ajpa.21639 Medline
27. M. C. Dean, B. H. Smith, "Growth and development of the Nariokotome youth, KNM-WT 15000," in *The First Humans: Origin and Early Evolution of the Genus Homo*, F. E. Grine, J. G. Fleagle, R. E. Leakey, Eds. (Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology Series, Springer, 2009), pp. 101–120.28. J. L. Thompson, A. J. Nelson, Middle childhood and modern human origins. *Hum. Nat.* **22**, 249–280 (2011). doi:10.1007/s12110-011-9119-3 Medline
29. H. Coqueugniot, J.-J. Hublin, Endocranial volume and brain growth in immature Neanderthals. *Period. Biol.* **109**, 379 (2007).
30. P. Gunz, S. Neubauer, B. Maureille, J.-J. Hublin, Brain development after birth differs between Neanderthals and modern humans. *Curr. Biol.* **20**, R921–R922 (2010). doi:10.1016/j.cub.2010.10.018 Medline
31. J.-J. Hublin, S. Neubauer, P. Gunz, Brain ontogeny and life history in Pleistocene hominins. *Philos. Trans. R. Soc. London Ser. B* **370**, 20140062 (2015). Medline
32. M. S. Ponce de León, C. P. E. Zollikofer, Neanderthal cranial ontogeny and its implications for late hominid diversity. *Nature* **412**, 534–538 (2001). doi:10.1038/35087573 Medline
33. M. Bastir, P. O'Higgins, A. Rosas, Facial ontogeny in Neanderthals and modern humans. *Proc. Biol. Sci.* **274**, 1125–1132 (2007). doi:10.1098/rspb.2006.0448 Medline
34. O. Kondo, Y. Dodo, T. Akazawa, S. Muhsen, Estimation of stature from the skeletal reconstruction of an immature Neanderthal from Dederiyeh cave, Syria. *J. Hum. Evol.* **38**, 457–473 (2000). doi:10.1006/jhevol.1999.0347 Medline
35. Y. Dodo, O. Kondo, S. Muhsen, T. Akazawa, in *Neanderthals and Modern Humans in Western Asia* (2002), pp. 323–338.
36. R. G. Franciscus, S. E. Churchill, The costal skeleton of Shanidar 3 and a reappraisal of Neanderthal thoracic morphology. *J. Hum. Evol.* **42**, 303–356 (2002). doi:10.1006/jhevol.2001.0528 Medline
37. D. García-Martínez, A. Barash, W. Recheis, C. Utrilla, I. Torres Sánchez, F. García Río, M. Bastir, On the chest size of Kebara 2. *J. Hum. Evol.* **70**, 69–72 (2014). doi:10.1016/j.jhevol.2014.02.003 Medline
38. G. A. Macho, J. A. Lee-Thorp, Niche partitioning in sympatric *Gorilla* and *Pan* from Cameroon: Implications for life history strategies and for reconstructing the evolution of hominin life history. *PLOS ONE* **9**, e102794 (2014). Medline
39. A. Demirjian, H. Goldstein, J. M. Tanner, A new system of dental age assessment. *Hum. Biol.* **45**, 211–227 (1973). Medline
40. H. M. Liversidge, The assessment and interpretation of Demirjian, Goldstein and Tanner's dental maturity. *Ann. Hum. Biol.* **39**, 412–431 (2012). doi:10.3109/03014460.2012.716080 Medline
41. H. M. Liversidge, N. Chaillet, H. Mörmstad, M. Nyström, K. Rowlings, J. Taylor, G. Willems, Timing of Demirjian's tooth formation stages. *Ann. Hum. Biol.* **33**, 454–470 (2006). doi:10.1080/03014460600802387 Medline
42. C. F. Moorrees, E. A. Fanning, E. E. Hunt Jr., Age variation of formation stages for ten permanent teeth. *J. Dent. Res.* **42**, 1490–1502 (1963). doi:10.1177/00220345630420062701 Medline
43. L. W. Konigsberg, N. P. Herrmann, D. J. Wescott, E. H. Kimmerle, Estimation and evidence in forensic anthropology: Age-at-death. *J. Forensic Sci.* **53**, 541–557 (2008). doi:10.1111/j.1556-4029.2008.00710.x Medline
44. H. M. Liversidge, Controversies in age estimation from developing teeth. *Ann. Hum. Biol.* **42**, 397–406 (2015). doi:10.3109/03014460.2015.1044468 Medline
45. R Core Team, R: A language and environment for statistical computing (R Foundation for Statistical Computing, 2011); [www.R-project.org/](http://www.R-project.org/).
46. W. W. Greulich, S. I. Pyle, *Radiographic Atlas of Skeletal Development of the Hand and Wrist: Based on the Brush Foundation Study of Human Growth and Development Initiated by T. Wingate Todd, MB, Ch. B., FRCS* (Stanford Univ. Press, 1950).
47. S. I. Pyle, N. L. Hoerr, *A Radiographic Standard of Reference for the Growing Knee* (CC Thomas, 1955).
48. N. L. Hoerr, *Radiographic Atlas of Skeletal Development of the Foot and Ankle: A Standard of Reference* (Thomas, 1962).
49. H. Goldstein, N. Cameron, J. Healy, M. Tanner, *Assessment of Skeletal Maturity and Prediction of Adult Height (TW3 Method)* (WB Saunders, 2001).
50. R. Pinhasi, P. Shaw, B. White, A. R. Ogden, Morbidity, rickets and long-bone growth in post-medieval Britain—A cross-population analysis. *Ann. Hum. Biol.* **33**, 372–389 (2006). doi:10.1080/03014460600707503 Medline
51. C. P. E. Zollikofer, M. S. Ponce de León, R. D. Martin, Computer-assisted paleoanthropology. *Evol. Anthropol.* **6**, 41–54 (1998). doi:10.1002/(SICI)1520-6505(1998)6:2<41::AID-EVAN2>3.0.CO;2-Z
52. G. W. Weber, F. L. Bookstein, *Virtual Anthropology: A Guide to a New Interdisciplinary Field* (Springer, 2011).
53. P. Gunz, P. Mitteroecker, S. Neubauer, G. W. Weber, F. L. Bookstein, Principles for the virtual reconstruction of hominin crania. *J. Hum. Evol.* **57**, 48–62 (2009). doi:10.1016/j.jhevol.2009.04.004 Medline
54. D. H. Enlow, M. G. Hans, *Essentials of Facial Growth* (WB Saunders, 1996).
55. R. D. Rao, S. Tang, C. Lim, N. Yoganandan, Developmental morphology and ossification patterns of the C1 vertebra. *J. Bone Joint Surg. Am.* **95**, e124 (2013). doi:10.2106/JBJS.L.01035 Medline

56. J. Fortea *et al.*, La Cueva de El Sidrón (Borines, Piloña, Asturias): Primeros resultados. *Estudios Geológicos* **59**, 1–4 (2003).
57. A. Rosas, A. Estalrich, A. García-Tabernero, M. Bastir, S. García-Vargas, A. Sánchez-Meseguer, R. Huguet, C. Lalueza-Fox, A. Peña-Melián, E. F. Kranioti, D. Santamaría, M. de la Rasilla, J. Fortea, The Neandertals from El Sidrón (Asturias, Spain). Updating of a new sample. *L'Anthropologie* **116**, 57–76 (2012). doi:10.1016/j.anthro.2011.12.003
58. A. Rosas, C. Martínez-Maza, M. Bastir, A. García-Tabernero, C. Lalueza-Fox, R. Huguet, J. E. Ortiz, R. Juliá, V. Soler, T. de Torres, E. Martínez, J. C. Cañaveras, S. Sánchez-Moral, S. Cuezva, J. Lario, D. Santamaría, M. de la Rasilla, J. Fortea, Paleobiology and comparative morphology of a late Neandertal sample from El Sidrón, Asturias, Spain. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **103**, 19266–19271 (2006). doi:10.1073/pnas.0609662104
59. M. de la Rasilla, A. Rosas, J. Cañaveras, C. Lalueza-Fox, *La Cueva de El Sidrón (Borines, Piloña, Asturias): Investigación Interdisciplinar de un Grupo Neandertal* (Consejería de Cultura y Turismo y Ediciones Trabe SLU, 2011).
60. A. Rosas, A. Estalrich, S. García-Vargas, A. García-Tabernero, R. Huguet, C. Lalueza-Fox, M. de la Rasilla, Identification of Neandertal individuals in fragmentary fossil assemblages by means of tooth associations: The case of El Sidrón (Asturias, Spain). *C. R. Palevol* **12**, 279–291 (2013). doi:10.1016/j.crpv.2013.06.003
61. R. E. Wood, T. F. G. Higham, T. De Torres, N. Tisnérat-Laborde, H. Valladas, J. E. Ortiz, C. Lalueza-Fox, S. Sánchez-Moral, J. C. Cañaveras, A. Rosas, D. Santamaría, M. De La Rasilla, A new date for the Neandertals from El Sidrón Cave (Asturias, Northern Spain). *Archaeometry* **55**, 148–158 (2013). doi:10.1111/j.1475-4754.2012.00671.x
62. H. F. V. Cardoso, Sample-specific (universal) metric approaches for determining the sex of immature human skeletal remains using permanent tooth dimensions. *J. Archaeol. Sci.* **35**, 158–168 (2008). doi:10.1016/j.jas.2007.02.013
63. B. Hassett, Technical note: estimating sex using cervical canine odontometrics: A test using a known sex sample. *Am. J. Phys. Anthropol.* **146**, 486–489 (2011). doi:10.1002/ajpa.21584
64. J. Viciano, S. López-Lázaro, I. Alemán, Sex estimation based on deciduous and permanent dentition in a contemporary Spanish population. *Am. J. Phys. Anthropol.* **152**, 31–43 (2013). doi:10.1002/ajpa.22324
65. A. Telkka, A. Palkama, P. Virtama, Estimation of stature from radiographs of long bones in children. *Ann. Med. Exp. Biol. Fenn.* **40**, 91–96 (1962). Medline
66. C. Ruff, Body size prediction from juvenile skeletal remains. *Am. J. Phys. Anthropol.* **133**, 698–716 (2007). doi:10.1002/ajpa.20568
67. S. L. Smith, Stature estimation of 3–10-year-old children from long bone lengths. *J. Forensic Sci.* **52**, 538–546 (2007). doi:10.1111/j.1556-4029.2007.00428.x
68. G. Robbins Schug, S. Gupta, L. W. Cowgill, P. W. Sciulli, S. H. Blatt, Panel regression formulas for estimating stature and body mass from immature human skeletons: A statistical approach without reference to specific age estimates. *J. Archaeol. Sci.* **40**, 3076–3086 (2013). doi:10.1016/j.jas.2013.02.025
69. G. Robbins, P. W. Sciulli, S. H. Blatt, Estimating body mass in subadult human skeletons. *Am. J. Phys. Anthropol.* **143**, 146–150 (2010). doi:10.1002/ajpa.21320
70. M. C. Dean, in *Forensic Microscopy for Skeletal Tissues: Methods and Protocols*, L. S. Bell, Ed. (Humana Press, 2012), pp. 89–100.
71. M. C. Dean, T. J. Cole, Human life history evolution explains dissociation between the timing of tooth eruption and peak rates of root growth. *PLOS ONE* **8**, e54534 (2013). doi:10.1371/journal.pone.0054534
72. A. Boyde, “Developmental interpretations of dental microstructure” In *Primate Life History and Evolution*, C. J. DeRousseau, Ed. (Wiley, 1990), vol. 14, pp. 229–267.
73. A. Boyde, in *Third International Meeting in Forensic Immunology, Medicine, Pathology and Toxicology* (Excerpta Medica, International Congress Series, 1963), vol. 80, pp. 36–46.
74. S. Risnes, Enamel apposition rate and the prism periodicity in human teeth. *Scand. J. Dent. Res.* **94**, 394–404 (1986). Medline
75. D. Antoine, S. Hillson, M. C. Dean, The developmental clock of dental enamel: A test for the periodicity of prism cross-striations in modern humans and an evaluation of the most likely sources of error in histological studies of this kind. *J. Anat.* **214**, 45–55 (2009). doi:10.1111/j.1469-7580.2008.01010.x
76. P. Mahoney, Intraspecific variation in M1 enamel development in modern humans: Implications for human evolution. *J. Hum. Evol.* **55**, 131–147 (2008). doi:10.1016/j.jhevol.2008.02.004
77. M. C. Dean, “Daily rates of dentine formation and root extension rates in *Paranthropus boisei*, KNM-ER 1817, from Koobi Fora, Kenya” in *African Genesis: Perspectives on Hominin Evolution*, S. C. Reynolds, A. Gallagher, Eds. (Cambridge Studies in Biological and Evolutionary Anthropology Series, Cambridge Univ. Press, 2012), pp. 268–279.
78. R. Macchiarelli, L. Bondioli, A. Debénath, A. Mazurier, J.-F. Tournepeiche, W. Birch, M. C. Dean, How Neandertal molar teeth grew. *Nature* **444**, 748–751 (2006). doi:10.1038/nature05314
79. T. M. Smith, K. Harvati, A. J. Olejniczak, D. J. Reid, J.-J. Hublin, E. Panagopoulou, Brief communication: Dental development and enamel thickness in the Lakonis Neandertal molar. *Am. J. Phys. Anthropol.* **138**, 112–118 (2009). doi:10.1002/ajpa.20898
80. T. M. Smith *et al.*, in *The Schladina I-4A juvenile Neandertal* (ERAUL, 2014), pp. 155–166.
81. H. M. Livshits, Timing of human mandibular third molar formation. *Ann. Hum. Biol.* **35**, 294–321 (2008). doi:10.1080/03014460801971445
82. N. Cameron, in *Human Growth and Development*, N. Cameron, Bogin, B. Ed. (Academic Press, 2012), pp. 515–536.
83. Y. Terada, S. Kono, D. Tamada, T. Uchiyumi, K. Kose, R. Miyagi, E. Yamabe, H. Yoshioka, Skeletal age assessment in children using an open compact MRI system. *Magn. Reson. Med.* **69**, 1697–1702 (2013). doi:10.1002/mrm.24439
84. N. Cameron, Can maturity indicators be used to estimate chronological age in children? *Ann. Hum. Biol.* **42**, 302–307 (2015). doi:10.3109/03014460.2015.1032349
85. J. Sauvegrain, H. Nahum, H. Bronstein, Study of bone maturation of the elbow. *Ann. Radiol.* **5**, 542–550 (1962). Medline
86. E. L. N. Conceição, H. F. V. Cardoso, Environmental effects on skeletal versus dental development II: Further testing of a basic assumption in human osteological research. *Am. J. Phys. Anthropol.* **144**, 463–470 (2011). doi:10.1002/ajpa.21433
87. B. Patel, M. Reed, S. Patel, Gender-specific pattern differences of the ossification centers in the pediatric elbow. *Pediatr. Radiol.* **39**, 226–231 (2009). doi:10.1007/s00247-008-1078-4
88. F. Canavese, Y. P. Charles, A. Dimeglio, Skeletal age assessment from elbow radiographs. Review of the literature. *Chir. Organi Mov.* **92**, 1–6 (2008). doi:10.1007/s12306-008-0032-9
89. A. Dimeglio, Y. P. Charles, J. P. Daures, V. de Rosa, B. Kaboré, Accuracy of the Sauvegrain method in determining skeletal age during puberty. *J. Bone Joint Surg. Am.* **87**, 1689–1696 (2005). Medline
90. T. Craviari, M. Sempe, F. Chotel, M. Bouchard, J. Berard, Évaluation de la maturation squelettique au niveau du coude en orthopédie. *Biom. Hum. Anthropol.* **19**, 13 (2001).
91. A. F. Roche, D. Thissen, W. Chumlea, *Assessing the Skeletal Maturity of the Hand-Wrist: Fels Method* (Thomas, 1988).
92. A. F. Roche, D. H. Thissen, *Skeletal Maturity: The Knee Joint as a Biological Indicator* (Springer, 1975).
93. J. E. O'Connor, C. Bogue, L. D. Spence, J. Last, A method to establish the relationship between chronological age and stage of union from radiographic assessment of epiphyseal fusion at the knee: An Irish population study. *J. Anat.* **212**, 198–209 (2008). doi:10.1111/j.1469-7580.2007.00847.x
94. J. E. O'Connor, J. Coyle, C. Bogue, L. D. Spence, J. Last, Age prediction formulae from radiographic assessment of skeletal maturation at the knee in an Irish population. *Forensic Sci. Int.* **234**, 188.e1–188.e8 (2014). Medline
95. J. E. O'Connor, J. Coyle, L. D. Spence, J. Last, Epiphyseal maturity indicators at the knee and their relationship to chronological age: Results of an Irish population study. *Clin. Anat.* **26**, 755–767 (2013). doi:10.1002/ca.22122
96. L. Hackman, S. Black, Age estimation from radiographic images of the knee. *J. Forensic Sci.* **58**, 732–737 (2013). doi:10.1111/j.1556-4029.12077
97. M. Schaefer, L. Hackman, J. Gallagher, Variability in developmental timings of the knee in young American children as assessed through Pyle and Hoerr's radiographic atlas. *Int. J. Legal Med.* **130**, 501–509 (2016). doi:10.1007/s00414-015-1141-2
98. R. W. Nahhas, R. J. Sherwood, W. C. Chumlea, B. Towne, D. L. Duren, Predicting the timing of maturational spurts in skeletal age. *Am. J. Phys. Anthropol.* **150**, 68–75 (2013). doi:10.1002/ajpa.22142
99. S. L. Savaridas, J. S. Huntley, D. E. Porter, L. Williams, A. G. Wilkinson, The rate of skeletal maturation in the Scottish population: A comparison across 25 years (1980–2005). *J. Pediatr. Orthop.* **27**, 952–954 (2007). doi:10.1097/bpo.0b013e31815b12f4
100. N. L. Hawley, E. K. Rousham, S. A. Norris, J. M. Pettifor, N. Cameron, Secular trends in skeletal maturity in South Africa: 1962–2001. *Ann. Hum. Biol.* **36**, 584–594 (2009). doi:10.1080/03014460903136822
101. C.-W. Hsieh, T.-C. Liu, T.-L. Jong, C.-M. Tiu, Long-term secular trend of skeletal maturation of Taiwanese children between agricultural (1960s) and contemporary (after 2000s) generations using the Tanner-Whitehouse 3 (TW3) method. *J. Pediatr. Endocrinol. Metab.* **26**, 231–237 (2013). doi:10.1515/jpem-2012-0213
102. D. L. Duren, R. W. Nahhas, R. J. Sherwood, Do secular trends in skeletal maturity occur equally in both sexes? *Clin. Orthop. Relat. Res.* **473**, 2559–2567 (2015). doi:10.1007/s11999-015-4213-1
103. S. M. Garn, S. T. Sandusky, N. N. Rosen, F. Trowbridge, Economic impact on postnatal ossification. *Am. J. Phys. Anthropol.* **38**, 1–3 (1973). doi:10.1002/ajpa.1330380105
104. T. J. Cole, A. J. Cole, Bone age, social deprivation, and single parent families. *Arch. Dis. Child.* **67**, 1281–1285 (1992). doi:10.1136/adc.67.10.1281
105. N. L. Hawley, E. K. Rousham, W. Johnson, S. A. Norris, J. M. Pettifor, N. Cameron, Determinants of relative skeletal maturity in South African children. *Bone* **50**, 259–264 (2012). doi:10.1016/j.bone.2011.10.029
106. L. Scheuer, S. Black, *Developmental Juvenile Osteology* (Academic Press, 2000).
107. T. D. White, M. T. Black, P. A. Folkens, *Human Osteology* (Academic Press, 2011).
108. J. H. Platt Jr., L. E. Grissom, Developmental anatomy of the atlas and axis in childhood by computed tomography. *J. Neurosurg. Pediatr.* **8**, 235–243 (2011). doi:10.3171/2011.6.PEDS.11187
109. H. J. Lee, J. T. Kim, M. H. Shin, D. Y. Choi, Y. S. Park, J. T. Hong, The ossification pattern in paediatric occipito-cervical spine: Is it possible to estimate real age? *Clin. Radiol.* **70**, 835–843 (2015). doi:10.1016/j.crad.2015.04.003
110. T. M. Calvy, H. D. Segall, F. H. Gilles, C. R. Bird, C. S. Zee, J. Ahmadi, R. Biddle, CT anatomy of the craniovertebral junction in infants and children. *AJNR Am. J. Neuroradiol.* **8**, 489–494 (1987). Medline
111. J. J. Junewick, M. S. Chin, I. R. Meesa, S. Ghori, S. J. Boynton, C. R. Luttenton, Ossification patterns of the atlas vertebra. *AJR Am. J. Roentgenol.* **197**, 1229–1234 (2011). doi:10.2214/AJR.10.5403
112. G. M. Karwacki, J. F. Schneider, Normal ossification patterns of atlas and axis: A CT study. *AJNR Am. J. Neuroradiol.* **33**, 1882–1887 (2012). doi:10.3174/ajnr.A3105
113. N. Lottering, D. M. MacGregor, C. L. Alston, L. S. Gregory, Ontogeny of the sphenoccipital synchondrosis in a modern Queensland, Australian population using computed tomography. *Am. J. Phys. Anthropol.* **157**, 42–57 (2015). doi:10.1002/ajpa.22687

114. L. Ríos, A. Rosas, A. Estalrich, A. García-Tabernero, M. Bastir, R. Huguet, F. Pastor, J. A. Sanchis-Gimeno, M. de la Rasilla, Possible further evidence of low genetic diversity in the El Sidrón (Asturias, Spain) Neandertal group: Congenital clefts of the atlas. *PLOS ONE* **10**, e0136550 (2015). [Medline](#)
115. T. Rajwani, R. Bhargava, M. Moreau, J. Mahood, V. J. Raso, H. Jiang, K. M. Bagnall, MRI characteristics of the neurocentral synchondrosis. *Pediatr. Radiol.* **32**, 811–816 (2002). [doi:10.1007/s00247-002-0771-y Medline](#)
116. H. Zhang, D. J. Sucato, P. Nurenberg, A. McClung, Morphometric analysis of neurocentral synchondrosis using magnetic resonance imaging in the normal skeletally immature spine. *Spine* **35**, 76–82 (2010). [doi:10.1097/BRS.0b013e3181b790a0 Medline](#)
117. T. P. C. Schlösser, K. L. Vincken, H. Attrach, H. J. Kuijff, M. A. Viergever, M. M. A. Janssen, R. M. Castelein, Quantitative analysis of the closure pattern of the neurocentral junction as related to preexistent rotation in the normal immature spine. *Spine J.* **13**, 756–763 (2013). [doi:10.1016/j.spinee.2012.11.057 Medline](#)
118. P. W. Sciulli, Relative dental maturity and associated skeletal maturity in prehistoric native Americans of the Ohio valley area. *Am. J. Phys. Anthropol.* **132**, 545–557 (2007). [doi:10.1002/ajpa.20547 Medline](#)
119. L. T. Humphrey, “Linear growth variation in the archaeological record” in *Patterns of Growth and Development in the Genus Homo*, J. Thompson, G. Krovitz, A. Nelson, Eds. (Cambridge Studies in Biological and Evolutionary Anthropology, Cambridge Univ. Press, 2003), pp. 144–169.
120. A. F. Roche, F. Tyleshevski, E. Rogers, Non-invasive measurements of physical maturity in children. *Res. Q. Exerc. Sport* **54**, 364–371 (1983). [doi:10.1080/02701367.1983.10605321](#)
121. G. P. Beunen, R. M. Malina, J. Lefevre, A. L. Claessens, R. Renson, J. Simons, Prediction of adult stature and noninvasive assessment of biological maturation. *Med. Sci. Sports Exerc.* **29**, 225–230 (1997). [doi:10.1097/00005768-199702000-00010 Medline](#)
122. J. Radović, *The Krapina Hominids: An Illustrated Catalog of Skeletal Collection* (Mladost, 1988).
123. E. Trinkaus, The postcranial dimensions of the La Chapelle-aux-saints 1 Neandertal. *Am. J. Phys. Anthropol.* **145**, 461–468 (2011). [doi:10.1002/ajpa.21528 Medline](#)
124. K. L. Steudel-Numbers, M. J. Tilkens, The effect of lower limb length on the energetic cost of locomotion: Implications for fossil hominins. *J. Hum. Evol.* **47**, 95–109 (2004). [doi:10.1016/j.jhevol.2004.06.002 Medline](#)
125. E. Trinkaus, *The Shanidar Neandertals* (Academic Press, 2014).
126. M. de Onis, A. Onyango, E. Borghi, A. Siyam, M. Blössner, C. Lutter; WHO Multicentre Growth Reference Study Group, Worldwide implementation of the WHO child growth standards. *Public Health Nutr.* **15**, 1603–1610 (2012). [doi:10.1017/S136898001200105X Medline](#)
127. H. F. V. Cardoso, S. Garcia, The not-so-dark ages: Ecology for human growth in medieval and early twentieth century Portugal as inferred from skeletal growth profiles. *Am. J. Phys. Anthropol.* **138**, 136–147 (2009). [doi:10.1002/ajpa.20910 Medline](#)
128. M. S. Ponce de León, C. P. E. Zollikofer, New evidence from Le Moustier 1: Computer-assisted reconstruction and morphometry of the skull. *Anat. Rec.* **254**, 474–489 (1999). [doi:10.1002/\(SICI\)1097-0185\(19990401\)254:4<474::AID-AR3>3.0.CO;2-3 Medline](#)
129. N. Minugh-Purvis, J. Radovic, F. H. Smith, Krapina 1: A juvenile Neandertal from the early late Pleistocene of Croatia. *Am. J. Phys. Anthropol.* **111**, 393–424 (2000). [doi:10.1002/\(SICI\)1096-8644\(200003\)111:3<393::AID-AJPA7>3.0.CO;2-U Medline](#)
130. R. L. Holloway, D. C. Broadfield, M. S. Yuan, *The Human Fossil Record: Brain Endocasts – The Paleoneurological Evidence, Volume Three*, J. Schwartz, I. Tattersall, Eds. (The Human Fossil Record Series, Wiley, 2004).
131. M. Madre-Dupouy, *L'enfant du Roc du Marsal: Etude Analytique et Comparative* (CNRS, 1992).
132. J. D. Hawks, M. H. Wolpoff, The accretion model of Neandertal evolution. *Evolution* **55**, 1474–1485 (2001). [doi:10.1111/j.0014-3820.2001.tb00667.x Medline](#)
133. J. L. Arsuaga, J.-M. Carretero, C. Lorenzo, A. Gómez-Olivencia, A. Pablos, L. Rodríguez, R. García-González, A. Bonmatí, R. M. Quam, A. Pantoja-Pérez, I. Martínez, A. Aranburu, A. Gracia-Téllez, E. Poza-Rey, N. Sala, N. García, A. Alcázar de Velasco, G. Cuenca-Bescós, J. M. Bermúdez de Castro, E. Carbonell, Postcranial morphology of the middle Pleistocene humans from Sima de los Huesos, Spain. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **112**, 11524–11529 (2015). [doi:10.1073/pnas.1514828112 Medline](#)
134. S. Neubauer, in *Human Paleoneurology* (Springer, 2015), pp. 95–120.
135. M. Bastir, A. Rosas, A. G. Tabernero, A. Peña-Melián, A. Estalrich, M. de la Rasilla, J. Fortea, Comparative morphology and morphometric assessment of the Neandertal occipital remains from the El Sidrón site (Asturias, Spain: years 2000–2008). *J. Hum. Evol.* **58**, 68–78 (2010). [doi:10.1016/j.jhevol.2009.08.006 Medline](#)
136. A. Peña-Melián, A. Rosas, A. García-Tabernero, M. Bastir, M. De La Rasilla, Paleoneurology of two new neandertal occipitals from El Sidrón (Asturias, Spain) in the context of *Homo* endocranial evolution. *Anat. Rec.* **294**, 1370–1381 (2011). [doi:10.1002/ar.21427 Medline](#)
137. A. Rosas, A. Peña-Melián, A. García-Tabernero, M. Bastir, M. De La Rasilla, J. Fortea, Endocranial occipito-temporal anatomy of SD-1219 from the Neandertal El Sidrón site (Asturias, Spain). *Anat. Rec.* **291**, 502–512 (2008). [doi:10.1002/ar.20684 Medline](#)
138. M. L. Moss, R. W. Young, A functional approach to craniology. *Am. J. Phys. Anthropol.* **18**, 281–292 (1960). [doi:10.1002/ajpa.1330180406 Medline](#)
139. M. A. McCollum, The robust australopithecine face: A morphogenetic perspective. *Science* **284**, 301–305 (1999). [doi:10.1126/science.284.5412.301 Medline](#)
140. R. R. Cooper, The biochemistry and physiology of bone, vol 1: Structure. *JAMA* **222**, 367 (1972).
141. T. G. Bromage, Ontogeny of the early hominid face. *J. Hum. Evol.* **18**, 751–773 (1989). [doi:10.1016/0047-2484\(89\)90088-2](#)
142. C. Martínez-Maza, A. Rosas, S. García-Vargas, Bone palcohistology and human evolution. *J. Anthropol. Sci.* **84**, 33 (2006).
143. K. Mowbray, Surface bone histology of the occipital bone in humans and chimpanzees. *Anat. Rec.* **283**, 14–22 (2005). [doi:10.1002/ar.b.20055 Medline](#)
144. C. Martínez-Maza, A. Rosas, M. Nieto-Díaz, Brief communication: Identification of bone formation and resorption surfaces by reflected light microscopy. *Am. J. Phys. Anthropol.* **143**, 313–320 (2010). [doi:10.1002/ajpa.21352 Medline](#)
145. C. Martínez-Maza, A. Rosas, M. Nieto-Díaz, Postnatal changes in the growth dynamics of the human face revealed from bone modelling patterns. *J. Anat.* **223**, 228–241 (2013). [doi:10.1111/joa.12075 Medline](#)
146. A. Rosas, C. Martínez-Maza, Bone remodeling of the *Homo heidelbergensis* mandible; the Atapuerca-SH sample. *J. Hum. Evol.* **58**, 127–137 (2010). [doi:10.1016/j.jhevol.2009.10.002 Medline](#)



## TECHNICAL RESPONSE

## PALEOANTHROPOLOGY

# Response to Comment on “The growth pattern of Neandertals, reconstructed from a juvenile skeleton from El Sidrón (Spain)”

Antonio Rosas,<sup>1,\*†</sup> Luis Ríos,<sup>1,2†</sup> Almudena Estalrich,<sup>1,3</sup> Helen Liviersidge,<sup>4</sup> Antonio García-Tabernero,<sup>1</sup> Rosa Huguet,<sup>5</sup> Hugo Cardoso,<sup>6</sup> Markus Bastir,<sup>1</sup> Carles Lalueza-Fox,<sup>7</sup> Marco de la Rasilla,<sup>8</sup> Christopher Dean<sup>9</sup>

The comment by DeSilva challenges our suggestion that brain growth of the El Sidrón J1 Neandertal was still incomplete at 7.7 years of age. Evidence suggests that endocranial volume is likely to represent less than 90% adult size at El Sidrón as well as Neandertal male plus Krapina samples, in line with further evidence from endocranial surface histology and dural sinus groove size.

DeSilva (1) challenges one of several conclusions we drew from the analysis of the El Sidrón J1 skeleton (2)—namely, the suggestion that the brain of this juvenile Neandertal was still growing at the time of his death (7.7 years old). The main objective of our research on the El Sidrón J1 skeleton was to present a study of growth and maturation of a Neandertal juvenile from an organismic perspective, rather than focusing on one specific region or system such as the dentition or cranium. DeSilva (1) seems to agree that we presented a “rich, whole-body treatment of El Sidrón J1,” although he then writes that “an emphasis was made in the paper—and widely reported by the science media (2)—that at 7.7 years of age, this individual had only achieved 87.5% of its total brain volume, and was therefore still growing its brain.”

We would prefer to limit our response to the findings and interpretations that we presented in the report, without reference to the remarks expressed and emphasized in the media. Basic-

cally, we do not agree that undue emphasis was made in the paper regarding an extended period of brain growth in Neandertals based on the estimation of the endocranial volume (EV), which is the variable studied by DeSilva. We studied the pattern of growth and maturation of the teeth, postcranium, spine, body, and cranium. For the latter, we considered three types of information: surface histology, the size of the dural sinus grooves, and the EV. What we really emphasized were the following points: (i) The growth and maturation of the dentition and postcranium fell well within the modern human range, and thus we did not observe a fundamental difference in the overall pace of growth in comparison with modern humans. (ii) One divergent aspect of ontogeny is the timing of maturation of the spine. (iii) On the basis of the three types of aforementioned observations, the brain of El Sidrón J1 could still be growing. (iv) The maturation of the spine, together with ongoing brain growth, could point to an extended period of growth and maturation of the neuraxis.

The review of EV estimations in Neandertals by DeSilva contributes to the ongoing debate

about the rate and duration of EV growth in Neandertal ontogeny (3, 4). Variation in sample size, accuracy, and comparability of different measurement techniques of EV remains an issue in all comparative studies of Neandertals. For the sake of clarity, we address the questions raised by DeSilva using only the values of EV provided by him (1). DeSilva presents successive different combinations of specimens in order to provide Neandertal averages. It is interesting to note that as we restrict the initial Neandertal sample accordingly to fit the characteristics of the El Sidrón sample, the percentage of adult EV attained by El Sidrón J1 decreases, as shown in Table 1. When the five male Würm Neandertal specimens are considered, the percentage of adult EV attained by El Sidrón J1 would be 81.79%. According to DeSilva, to restrict the comparison to adult male Neandertals is questionable because of problems with sex estimation, and although we agree with this general concern in paleoanthropology, we offer this comparison in order to present the whole range of possible estimations. We also agree with DeSilva that the Krapina fossils could be included in the reference sample for methodological reasons, and in this case (Würm males and Krapina adults), the percentage of adult EV attained by El Sidrón J1 would be 87.7%. If we consider all the comparisons included in Table 1, the average of percentage adult size attained by El Sidrón J1 is 90.67%.

In addition to this debate focused on direct estimations of EV, in our report we also included a second method for estimating the EV derived from the isolated occipital bone, which we briefly summarize here. A significant lineal relationship was found between the size of the occipital bone (geometric morphometric centroid size) and the endocranial volume in modern humans ( $n = 20$ ;  $y = 104.8581x - 243.6349$ ;  $P = 0.0016$ ;  $r = 0.6736$ ;  $r^2 = 0.4537$ ). The fitted lineal function in seven mostly male Würm Neandertals ( $y = 153.56x - 953.5652$ ;  $P = 0.0598$ ;  $r = 0.7350$ ;  $r^2 = 0.5403$ ; table S33 in our report) yields a Neandertal adult mean  $\pm$  2SD of  $1499 \pm 270$  cm<sup>3</sup>. The predicted value of 1253.2 cm<sup>3</sup> for El Sidrón J1 (specimen SD-2300) lies at the lower end of this interval (1228.6 to 1769.4 cm<sup>3</sup>), whereas the value of 1448 cm<sup>3</sup> for El Sidrón adult occipital SD-1219 is close to the mean. The EV of El Sidrón J1 estimated by this method represents 86.5% of the adult occipital from El Sidrón (SD-1219). With

**Table 1. Neandertal endocranial volumes and percentage of adult size attained by El Sidrón J1.**  
All values come from DeSilva (1).

Sample	EV (cm <sup>3</sup> )	Percentage of El Sidrón J1
DeSilva table 1	1388	97.4
Rosas <i>et al.</i> table S32 with DeSilva values	1438	94
Würm	1459	92.5
Würm and Krapina	1437	93.9
Male Würm	1626	81.79
Male Würm and Krapina	1515	87.7

<sup>1</sup>Paleoanthropology Group, Department of Paleobiology, Museo Nacional de Ciencias Naturales-CSIC, 28006 Madrid, Spain.

<sup>2</sup>Department of Physical Anthropology, Aranzadi Society of Sciences, 20014 Donostia-San Sebastián, Gipuzkoa, Spain.

<sup>3</sup>Department of Paleontology, Senckenberg Research Institute and Natural History Museum Frankfurt, 60325 Frankfurt, Germany.

<sup>4</sup>Institute of Dentistry, Queen Mary University of London, London E1 2AD, UK.

<sup>5</sup>Institut Català de Paleoecologia Humana i Evolució Social (IPHES)—Unidad Asociada al CSIC, Campus Sescelades (Edifici W3), Universitat Rovira i Virgili, 43007 Tarragona, Spain.

<sup>6</sup>Department of Archaeology, Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia V5A 1S6, Canada.

<sup>7</sup>Institute of Evolutionary Biology (CSIC-UPF), 08003 Barcelona, Spain.

<sup>8</sup>Àrea de Prehistòria Departament de Història, Universitat de Oviedo, 33011 Oviedo, Spain.

<sup>9</sup>Department of Cell and Developmental Biology, University College London, London WC1E 6BT, UK.

\*Corresponding author. Email: arosas@mncn.csic.es

†These authors contributed equally to this work.

the data used, the predicted value for J1 would be unlikely for an adult Neandertal male, although it is clear that predictions derived from this method must be considered as relative estimations of EV.

As mentioned, beyond the discussion on EV, we supported our suggestion of ongoing brain growth with other observations. The presence in El Sidrón J1 of inner occipital resorption areas, the smallest widths of the dural sinuses in a large hominin sample, and extremely fresh neural relieves are not conclusive by themselves, but they support our interpretation of potential continued

brain growth. When considered together with the observations on spine maturation, we suggested that Neandertal neural growth and maturation might be extended in comparison with modern humans.

We agree that using isolated specimens and cross-sectional data is not the best methodology to infer growth and maturation—a problem that pervades paleoanthropology. Our study surely is a first step toward a more comprehensive understanding of the absence or presence of ontogenetic differences between two *Homo* species that successfully interbred. Detecting any po-

tential differences with certainty will probably require the complete analysis of many Neandertal subadult skeletons, both known and yet to be discovered.

#### REFERENCES

1. J. DeSilva, *Science* **359**, eaar3611 (2018).
2. A. Rosas *et al.*, *Science* **357**, 1282–1287 (2017).
3. M. S. Ponce de León, T. Bienvenu, T. Akazawa, C. P. E. Zollikofer, *Curr. Biol.* **26**, R665–R666 (2016).
4. P. Gunz, S. Neubauer, B. Maureille, J.-J. Hublin, *Curr. Biol.* **20**, R921–R922 (2010).

15 November 2017; accepted 17 January 2018  
10.1126/science.aar3820

## CAPÍTULO 4. DISCUSIÓN GENERAL

Esta Tesis Doctoral aporta un estudio paleoneurológico de la especie *Homo neanderthalensis* por medio del análisis y descripción de los restos craneales más relevantes del yacimiento asturiano de El Sidrón, teniendo como referencia principal a *H. sapiens*. El bloque de preguntas general va dirigido a detectar y describir las potenciales diferencias morfológicas y funcionales entre los cerebros de las especies citadas, contribuyendo así a caracterizar paleoneurológicamente a los neandertales. Las respuestas de modo igualmente general apuntan a que el cerebro de *H. neanderthalensis* es básicamente distinto al de la especie hermana *H. sapiens* en varios aspectos, habiendo alcanzado un grado de encefalización similar de una manera distinta. Los detalles, implicaciones e interpretaciones de estas singularidades detectadas en neandertales serán tratados a continuación.

Hemos estructurado esta discusión en dos grandes bloques, que coinciden con los objetivos específicos previamente enunciados. Por una parte aquel relacionado con los tres aspectos principales estudiados en la cara endocraneal de los fósiles (patrón de drenaje venoso, petalias, surcos y giros cerebrales, y en menor medida el cerebelo) y por otro el patrón de crecimiento cerebral neandertal a través del volumen endocraneal del individuo J1.

### 4.1. DISCUSIÓN OBJETIVO 1

#### 4.1.1. Asimetrías: patrón de drenaje, petalias

Comenzando con el primer bloque, recordaremos la hipótesis general de partida: los cerebros de neandertales y sapiens muestran diferencias tanto morfológicas como funcionales, que deben reflejarse en las distintas estructuras anatómicas endocraneales. Estos dos tipos de diferencias han sido explorados en aquellos aspectos disponibles dada la naturaleza de los fósiles, y que han sido la morfología general de los lóbulos, la circulación venosa a nivel de los senos de la duramadre, las petalias y las circunvoluciones cerebrales.

Respecto al drenaje venoso encefálico de los senos duros, los resultados obtenidos revelan algunas de esas diferencias, si bien dentro de un modelo general *Homo* (Falk y Conroy, 1983; Kimbel, 1984; Falk, 1986b; Aiello y Dean, 1990), caracterizando a neandertales no solo frente a sapiens, sino también frente a otros homínidos. En cuanto a los aspectos que lo incluyen en el patrón básico *Homo*, establecido evolutivamente con la emergencia de este género probablemente, podemos citar en primer lugar la vía preferente de drenaje (ver Fig. 4), que en neandertales es también la del seno transverso-sigmoide-yugular interna, frente a la de los senos occipito-marginales, más asociada a australopitecinos (Tobias, 1967; Falk y Conroy, 1983; Kimbel, 1984; Falk,

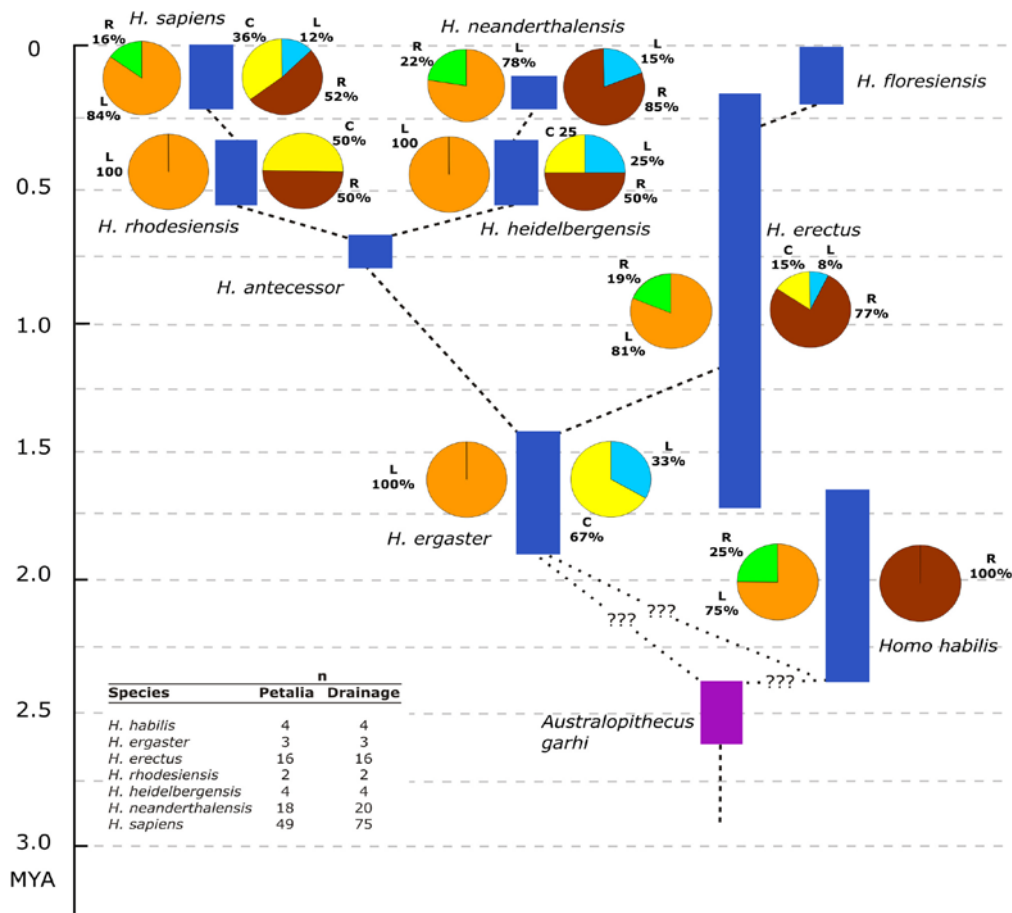
1986b). En segundo lugar muestran como mayoritaria la dominancia vascular derecha, que es el caso más frecuente igualmente en otros *Homo*, incluyendo humanos modernos (Kimbel, 1984; Grimaud-Hervé, 1997; Beards et al., 1998; Bruner, 2004; Holloway et al., 2004a).

Sin embargo se han detectado algunas singularidades propias de neandertales que se salen de la variabilidad detectada en este rasgo anatómico en otros *Homo*. Estas apuntan a una mayor asimetría, o mejor expresado, a un grado de asimetría más extremo que en otros homínidos, que se manifiesta en: 1- la ausencia de casos confluentes, es decir el drenaje queda polarizado entre los lados derecho e izquierdo; 2- el porcentaje de dominantes derechos es mayor que en otras especies de *Homo*, la falta de confluentes por tanto no se distribuye equitativamente entre los dos lados, sino que introduce un sesgo hacia la dominancia derecha (Fig. 15); 3- presencia de un notable y progresivo desvío del seno sagital superior respecto de la cresta de inserción de la hoz del cerebro, es decir del plano sagital medio, más patente en el origen del seno transversal, que queda alejado de la protuberancia occipital interna y que llamativamente solo se da en los casos de dominancia derecha. Este rasgo, descrito previamente en el ejemplar de Feldhofer (Kimbel, 1984), se ha revelado más frecuente en neandertales (35% de los casos examinados), apareciendo sólo esporádicamente en otros *Homo* (casos aislados en *H. habilis*, *H. heidelbergensis/rhodesiensis*, *H. sapiens* arcaico). Si bien la muestra de algunas de estas especies no es representativa —estudios futuros con nuevos casos se hacen necesarios— aunque no pueda considerarse una autapomorfia *sensu stricto* dado que entra dentro de la variabilidad posible en otras especies de *Homo*, aunque de forma muy minoritaria, la mayor frecuencia de este carácter anatómico es al menos un rasgo representativo de neandertales. Los cuatro occipitales de El Sidrón muestran en este sentido características plenamente neandertales ya que todos ellos son dominantes derechos y dos de ellos presentan además el mencionado alejamiento del seno derecho del plano sagital (Rosas et al., 2008; Peña-Melián et al., 2011; García-Tabernero et al., 2018).

Esta polarización de los sistemas derecho e izquierdo en neandertales permite suponer que estén prácticamente separados, asumiendo no obstante cierto grado de comunicación vía anastomosis en torno a la prensa de Herófilo, atendiendo a lo habitual en *H. sapiens* (Poirier y Charpy, 1920; Testut, 1921; Rouvière y Delmas, 2005). Filogenéticamente, al examinar la hipotética línea evolutiva desde *H. ergaster* a *H. neanderthalensis* (Fig. 15) se aprecia un incremento de dominancia derecha a expensas de los casos confluentes, muy abundantes en *H. ergaster*, mientras que en la línea que acaba en *H. sapiens* aumentan los confluentes a costa de los dominantes izquierdos, lo cual centra el modelo sapiens, quitando peso a los lados. Hay que puntualizar que los tamaños muestrales de algunas de estas especies tal vez son demasiado pequeños como



para llegar a conclusiones definitivas. Igualmente entendemos que sería clave estudiar este patrón en *H. antecessor*, el antepasado común de neandertales y sapiens (Bermúdez de Castro et al., 1997; Rosas, 2000) según la filogenia que seguimos en este trabajo (ver Fig. 12 y 15).



**Figura 15.** Potencial árbol filogenético del género *Homo*, mostrando datos de: 1- porcentaje de petalias: derechas (R) e izquierdas (L), mostrado en el diagrama situado a la izquierda de la barra azul de cada especie. 2- porcentaje del patrón dominante de los senos duros: derecho (R), izquierdo (L) y confluyente (C), diagrama de la derecha. De Peña-Melián et al. (2011).

Ontogenéticamente, las venas craneales se desarrollan a partir de plexos que comienzan a diferenciarse ya en estadios tempranos del desarrollo embrionario (Streeter, 1918), haciéndose más asimétrico progresivamente y favoreciendo habitualmente el lado derecho (Padget, 1956), lo que viene inducido por el sistema cardiovascular, en origen también simétrico, en el que una serie de factores de reorganización favorecen finalmente la prevalencia del tronco venoso braquiocefálico derecho (Padget, 1956; Moore y Persaud, 2004; Sadler, 2012), que vía yugular interna derecha sería el camino más directo para llegar al corazón. Según parece los programas genéticos que regulan las asimetrías derecha e izquierda son independientes (Loughna y Sato, 2001) si bien se desconocen las causas que activan uno u otro. Además la menor variabilidad genética detectada en neandertales (Lalueza-Fox et al., 2011; Lalueza-Fox et al., 2012; Prüfer et al., 2013; Castellano et al., 2014; Ríos et al., 2015; Sánchez-Quinto y Lalueza-Fox,

2015) podría influir en la menor variabilidad en el patrón de los senos en esta especie, que solo presenta dos opciones, derecho e izquierdo, frente a las tres de otros homínidos, especialmente sapiens, donde además existen numerosas variaciones en esos tres patrones básicos.

Cabe también plantearse si esta alta lateralización hacia la derecha de la sangre venosa encefálica contribuiría a incrementar la eficiencia en el recambio de sangre para un órgano tan sensible como el cerebro. El metabolismo energético, de oxigenación, la termorregulación, etc, podrían verse favorecidas por esta conexión directa con el corazón, aumentando la eficiencia en un organismo con una alta tasa metabólica como se le supone a los neandertales (Churchill, 2006).

Además, la particular disposición tan asimétrica o lateralizada de los senos duros, puede ser interpretada como una radicalización del modelo básico de drenaje en *Homo*, resultado de la trayectoria evolutiva de expansión cerebral de un patrón primitivo (basada en crecimiento alométrico), que supone crecimiento principalmente en el eje antero-posterior, produciendo además cierto grado de flexión dorsal o *dorsal bending* (Bruner et al., 2003; Bruner, 2004). El encéfalo de neandertales sería un caso extremo de este modelo. Enlazando con esto, han sido descritas previamente acusadas condiciones de estrés mecánico en el linaje neandertal durante las primeras etapas de crecimiento y desarrollo, que podrían incrementar la tensión en la duramadre, en especial la hoz del cerebro (Sergi, 1934; Manzi et al., 1996; Manzi et al., 2000a; Manzi, 2003). Por el contrario la otra trayectoria evolutiva de encefalización, seguida por sapiens, supone un proceso de globularización o circunvolución (Bruner et al., 2003; Bruner, 2004) disminuyendo el empuje en el eje antero-posterior haciendo posible otras opciones en el patrón de los senos. No obstante, esta hipótesis queda pendiente de una exploración más rigurosa.

En cuanto a los senos petrosos, que forman parte también del sistema de drenaje venoso encefálico, podemos decir que en el petroso superior no he encontrado ninguna diferencia significativa con *H. sapiens* u otras especies. Sin embargo son interesantes los resultados obtenidos en el análisis del pequeño seno petroescamoso, que aporta nuevos datos sobre neandertales. Este seno desemboca en el petroso superior y aún siendo de difícil identificación dado su reducido calibre y recorrido, se ha descrito en los tres temporales de El Sidrón; igualmente se ha observado una mayor presencia de este seno en neandertales comparado con humanos anatómicamente modernos (ver tabla en Rosas et al., 2014). La presencia de este seno es independiente del lado seguramente por estar alejado de la influencia de las principales vías de drenaje, que son las que se lateralizan según correspondan al seno sagital superior o al seno recto. El petroescamoso se comporta realmente como una vena emisaria al conectar el seno

sigmoide (a través del petroso superior) con la yugular externa. En sapiens se ha visto que este seno tiene su verdadera importancia durante el desarrollo fetal, siendo de mayor calibre y conectando las yugulares interna y externa, disminuyendo progresivamente para desaparecer en los tres últimos meses de gestación (Butler, 1957; Marsot-Dupuch et al., 2001), permaneciendo residualmente solo en algunos adultos (Okudera et al., 1994; San Millán Ruíz et al., 2002). La mayor incidencia de este seno en neandertales comparado con sapiens, podría interpretarse como la retención de un rasgo fetal en el estadio adulto, que mantiene abierta otra vía de comunicación entre las circulación venosa intra y extracraneal por medio de la yugular externa.

Respecto al tamaño de los senos de la duramadre, estimado en función de la anchura del surco óseo, parece ser independiente tanto del patrón de dominancia como de la especie, y en cierta medida del grado de desarrollo del individuo, como puede verse en las tablas de Rosas et al. (2008) y Rosas et al. (2017), con la salvedad de que obviamente suele ser mayor el del seno dominante que es el que habitualmente conduce mayor caudal de sangre. Posiblemente en algunos casos el surco óseo no sea realmente representativo del caudal de sangre que llevaría, o lo es en diferente medida, dado que la mayor o menor tensión y disposición de la duramadre, que forma sus paredes anteriores, puede afectar al tamaño final en una parte que no queda registrada al no dejar huella ósea. Debemos destacar sin embargo que el seno derecho, esto es el dominante, del individuo juvenil J1 es el de menor anchura de la muestra, tanto de humanos fósiles como actuales, algunos de menor edad que J1, como puede verse en la tabla de Rosas et al. (2017), lo cual apoyaría el hecho de no haber alcanzado todavía la madurez en el desarrollo de su sistema nervioso, como se verá más adelante.

En cuanto a las petalias occipitales, los resultados indican que hay también diferencias significativas entre neandertales y otras especies de *Homo*. El patrón más frecuente en homínidos es el de petalia occipital izquierda acompañada normalmente de frontal derecha (Holloway, 1981c; Holloway y de LaCoste-Lareymondie, 1982; Grimaud-Hervé, 1997; Bruner, 2004; Holloway et al., 2004a; Peña-Melián et al., 2011). Sin embargo los neandertales muestran el porcentaje más bajo de petalia occipital izquierda de toda la muestra *Homo* estudiada, 78%, frente a un 84% en sapiens, o a un 81% en *H. erectus* asiáticos (Peña-Melián et al., 2011) como se ve en la Figura 15. De los cuatro occipitales de El Sidrón estudiados, sólo ha sido posible identificarlas en tres de ellos por condiciones de preservación. De estos, dos la presentan izquierda y uno derecha. Dado que las petalias occipitales suelen ir acompañadas de petalia frontal contralateral, cabe suponer dos frontales derechas y una izquierda, que obviamente no han podido ser confirmadas. Los neandertales siguen por tanto el patrón predominante en humanos anatómicamente modernos, pero presentan un porcentaje mayor de petalia derecha que en otros homínidos, lo que parece indicar una vez más que han desarrollado de modo

diferente determinadas asimetrías endocraneales. Cabe preguntarse si existe alguna relación con el patrón de drenaje venoso. El caso más común en la muestra de especies del género *Homo* estudiada es la combinación de dominancia vascular derecha-petalia occipital izquierda (ver Tabla 1 en Peña-Melián et al., 2011), lo cual concuerda con estudios previos realizados en humanos actuales (Toga y Thompson, 2003). Esta disposición mayoritaria podría interpretarse como resultado de un efecto mecánico, es decir la presión ejercida por la proyección del hemisferio izquierdo desplazaría o favorecería el flujo venoso principal hacia el lado contrario, el derecho. Sin negar la influencia de este tipo de presiones y fuerzas, los casos de petalia y seno dominante del mismo lado parecen requerir otra explicación.

La mayor frecuencia de petalia izquierda está también presente en primates, siendo mayoritaria en grandes simios. En *Australopithecus* y *Paranthropus* aparecen también evidencias del patrón de petalias más común, frecuente también en *Homo* (Holloway, 1981c; Holloway y de LaCoste-Lareymondie, 1982). Muchas de las asimetrías encefálicas podrían estar ya presentes en el último antepasado común de *Pan* y homínidos, si bien en estos el grado de lateralización hemisférica estructural y funcional es mayor (Sherwood et al., 2008) dado que en general los primates presentan cerebros asimétricos a pesar de no tener capacidades claramente lateralizadas como el lenguaje (Le May, 1976; Holloway y de LaCoste-Lareymondie, 1982). En neandertales se aprecian dos tendencias. Por un lado, en cuanto al drenaje presentan el patrón más común, aunque muy lateralizado. Y por el contrario, en las petalias el modelo menos común está más representado que en otros homínidos. Esto no parece incompatible ya que al parecer no hay una relación directa entre petalias y senos duros (Peña-Melián et al., 2011). Sin embargo todavía no está clara una posible interpretación del sesgo en las petalias neandertales. El patrón de los senos por tanto, parece ser un rasgo más propio o diferenciador de neandertales al ser proporcionalmente más evidente que las petalias.

En cuanto a aspectos funcionales, la relación con este tipo de asimetrías es altamente especulativa (Holloway, 1981c), asociándose en ocasiones con lateralidad manual (Kertesz et al., 1990) si bien esta asociación es discutida (Chiu y Damasio, 1980).

#### **4.1.2. Configuración de los lóbulos cerebrales**

Este apartado se centra en analizar las hipotéticas diferencias entre los cerebros neandertal y sapiens en los lóbulos occipital y temporal. En el lóbulo temporal, basándonos en la configuración distintiva de la región del polo en sapiens, propuesta por Bastir y colaboradores (2011), planteamos la existencia de diferencias también en la forma y organización del resto del lóbulo —disposición de giros y surcos— entre neandertales y sapiens. Los resultados obtenidos constatan esas diferencias en forma de



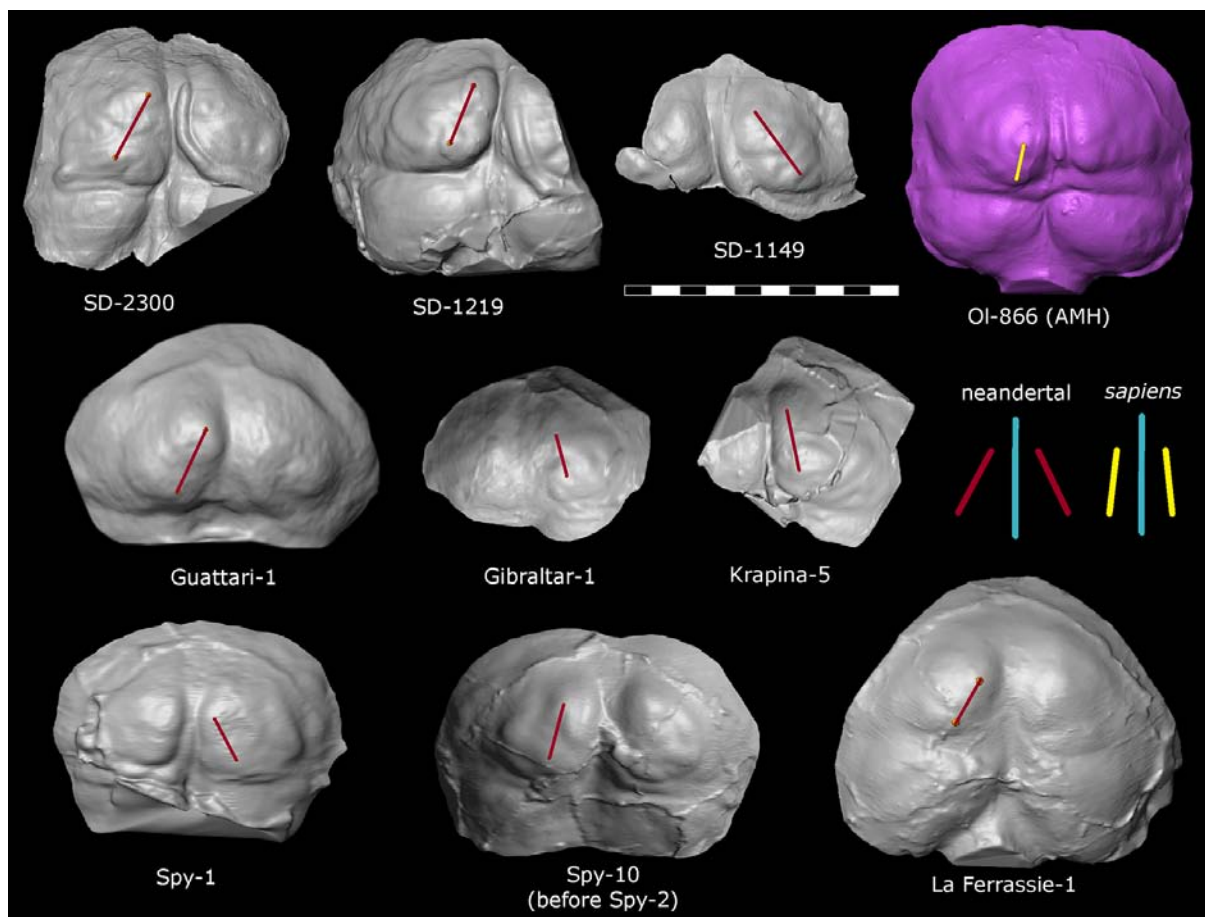
variación entre la orientación y distribución de algunos surcos y giros. En cuanto al lóbulo occipital, se aprecian también aspectos propios de neandertales como una cierta inclinación en las fosas supra e infracalcarina respecto a la cresta sagital interna. A continuación trataremos en detalle estas cuestiones.

Estudios previos han revelado determinadas diferencias en el lóbulo temporal en cuanto a tamaño y orientación entre *H. neanderthalensis* y *H. sapiens*. Concretamente la región comprendida por los lóbulos parieto-temporales sería relativamente más pequeña en neandertales comparado con sapiens (Balzeau et al., 2012; Hublin et al., 2015). La región del polo temporal también muestra disparidad en cuanto a orientación y tamaño, siendo de mayor tamaño en sapiens y estando los polos más proyectados hacia adelante y hacia afuera, más lateralizados (Bastir et al., 2008; Bastir et al., 2011; Hublin et al., 2015, ver Fig. 5). El estudio de los tres temporales de El Sidrón ha puesto de manifiesto que la configuración y disposición de *sulci* y *gyri*, si bien en sentido general es similar a sapiens, muestra también algunas diferencias entre esas especies, apoyando por tanto las hipótesis mencionadas. Se ha observado que en neandertales la fosa descrita como post-arcuata es de menor tamaño que en sapiens; esta región coincide con el límite posterior del área 20 de Brodmann y anterior de la 37. En sapiens además el giro temporal inferior se presenta en posición más vertical respecto a neandertales, donde los surcos de los giros fusiforme y temporal inferior se disponen un tanto paralelos a la escama del temporal en contraste con sapiens. Todo ello muestra que la fosa craneal media está ocupada de forma diferente en las dos especies, con variaciones reconocibles en la disposición de las circunvoluciones temporales. Igualmente en la región del polo merece destacarse diferencias significativas, aparte de la orientación; así en neandertales son los giros temporales inferior y medio los que definen el polo, mientras que es el giro superior en humanos modernos.

Todas estas diferencias en la disposición de las circunvoluciones temporales tanto en la fosa craneal media como en la región del polo, responden a la distinta configuración del lóbulo temporal ya mencionada por Bastir et al. (2008, 2011), encajando además con las distintas formas endocraneales previamente descritas entre estas especies (Bruner et al., 2003; Gunz et al., 2010). La morfología y posición de los lóbulos temporales podría también estar influenciada por factores craneales externos al cerebro. Dado que la fosa craneal media se sitúa sobre la articulación de la mandíbula, expondría al menos a parte del lóbulo temporal (porciones inferior y anterior, las que se alojan en la fosa craneal media) a la influencia de los movimientos y fuerzas mandibulares durante la masticación, y por ello lo vincularían un tanto a las dinámicas del esqueleto facial (Bastir et al., 2004; Bastir y Rosas, 2005; Bastir y Rosas, 2006).

La particular configuración de las circunvoluciones temporales en neandertales debería tener su reflejo funcional dado que las diferencias de cierto grado en la neuroanatomía externa conllevan generalmente implicaciones funcionales y/o cognitivas (Wynn et al., 2016). Sin embargo cabe plantearse si las diferencias detectadas entre neandertales y sapiens, básicamente de naturaleza espacial —distribución/disposición de surcos y giros, que es lo que se puede concluir a partir de las huellas óseas— son suficientes como para manifestarse funcionalmente. En el caso del lóbulo occipital, como veremos más adelante, sí hay una asociación más directa entre determinados surcos y giros con aspectos funcionales (cortex visual), circunstancia que no se da en la región temporal. Enlazando conceptos, podríamos especular que dado que el lóbulo temporal está implicado también en el procesamiento de la información visual, particularmente en el reconocimiento de la forma (Wynn, 2002; Hodgson, 2009), las diferencias existentes en el cortex visual en neandertales (García-Tabernero et al., 2018) tendrían un reflejo también en la parte basal del lóbulo temporal, si bien tal vez no sean detectables en las huellas óseas.

En cuanto al lóbulo occipital, del examen de tres de los cuatro occipitales de El Sidrón, por razones de conservación, junto con el resto de la muestra neandertal, podemos concluir que existen rasgos característicos en la configuración de las fosas occipitales en esta especie. En las mencionadas fosas occipitales, que alojan la región de los polos, se han identificado y definido las llamadas fosa supra e infracalcarina, emplazadas superior e inferiormente a la posición del surco calcarino. Se ha descubierto que la orientación de estas fosas es diferente respecto a sapiens, mostrando una disposición oblicua respecto a la cresta occipital interna, es decir al plano sagital (Fig. 16). Este fenómeno está en consonancia con el desvío del seno sagital del plano sagital que se vio en el apartado 4.1.1 de esta Discusión. El desvío de este seno es mayor en la transición hacia el seno transversal, en torno a la confluencia de los senos. En esa región inferior de la fosa occipital es precisamente donde se localiza la fosa infracalcarina, que es también la más alejada del plano sagital. Parece ser que todos los componentes de las fosas occipitales están inclinados diferencialmente respecto a la línea media, representada por la cresta occipital interna, con la parte superior más cerca de esta, distanciándose en sentido inferior. Las dinámicas que causen este efecto afectan predominantemente a la parte inferior de las fosas. La gran extensión del surco calcarino por la superficie lateral de la región del polo, como se verá en el apartado siguiente, sería igualmente coherente con esta inclinación de las fosas occipitales, que sería un carácter primitivo, mientras que la configuración sapiens—fosas supra e infracalcarina paralelas al plano sagital— puede ser entendida como un carácter derivado, consecuencia del proceso de globularización del cerebro que conlleva reorganización topográfica y funcional (p. ej. reducción del cortex visual).



**Figura 16.** Vista posterior de los moldes endocraneales virtuales de varios neandertales (gris) y un humano anatómicamente moderno (OI-866, morado), mostrando la inclinación de las fosas supra e infracalcarina respecto al plano sagital. Es clara la diferencia entre estas especies, con una mayor inclinación en neandertales. A la derecha se ha esquematizado este patrón. Escala en cm. De García-Tabernero et al., (2018).

#### 4.1.3. Giros y surcos cerebrales: aspectos funcionales

Hasta ahora hemos explorado algunos aspectos del encéfalo de neandertales, dentro del marco de la hipótesis general que conjetura diferencias tanto morfológicas como funcionales entre los cerebros de neandertales y sapiens. La circulación venosa, con los senos duros, las formas de lóbulos y polos y la configuración de surcos y giros, han aportado datos a nivel de diferencias morfológicas principalmente. Este apartado está enfocado a las potenciales diferencias funcionales mediante la identificación e interpretación de las circunvoluciones del cerebro de los neandertales. Estas sólo han sido estudiadas en la región occipital, dada la presencia de surcos particularmente interesantes desde un punto de vista evolutivo, como el *lunatus* o el calcarino, junto con la estrecha asociación entre surco y función en algunos de los que dejan una impronta clara y reconocible. Desafortunadamente esto no se da en los *sulci* y *gyri* del lóbulo temporal, al menos en aquellos susceptibles de dejar huella, y por tanto es más difícil

hacer inferencias funcionales. Si bien en ambos lóbulos el patrón y el grado de girificación son similares entre neandertales y sapiens, se han detectado diferencias también en el lóbulo occipital como veremos a continuación.

Ciñéndonos ya a la región occipital, planteábamos testar la hipótesis del mayor tamaño del cortex visual en *H. neanderthalensis* comparado con *H. sapiens*, que ya había sido sugerida por Holloway (1985) pero que se ha reformulado y ampliado por Pearce y colaboradores (2013). Del trabajo de estos investigadores emanan mayores implicaciones que desbordan el cortex visual. Así proponen que el mayor tamaño de las órbitas en neandertales implicaría un mayor cortex visual, siempre comparado con humanos anatómicamente modernos, y que con mayor cantidad de tejido cerebral dedicado al cortex visual, habría quedado menos neocortex disponible para otros aspectos cognitivos como la sociabilidad, por los que en promedio los grupos neandertales habrían sido de menor tamaño que los de los sapiens del mismo periodo, lo cual habría sido un factor más en su extinción. Estas proposiciones han generado cierto debate científico y han sido fuertemente cuestionadas por otros investigadores (Holloway y Schoenemann, 2014; Traynor et al., 2015). El interesante debate del tamaño de los grupos, queda fuera de los objetivos de esta Tesis, por lo que nos centraremos en las premisas de esta hipótesis relacionadas con el tamaño del cortex visual en neandertales. Su dimensión será evaluada a través del análisis de uno del surcos cerebrales asociado al cortex visual primario, el surco calcarino, en lugar de inferirlo indirectamente por el tamaño de la órbita, que podría ser menos preciso de lo que Pearce y colaboradores proponen (Masters, 2012; Masters et al., 2015; Pereira-Pedro et al., 2017).

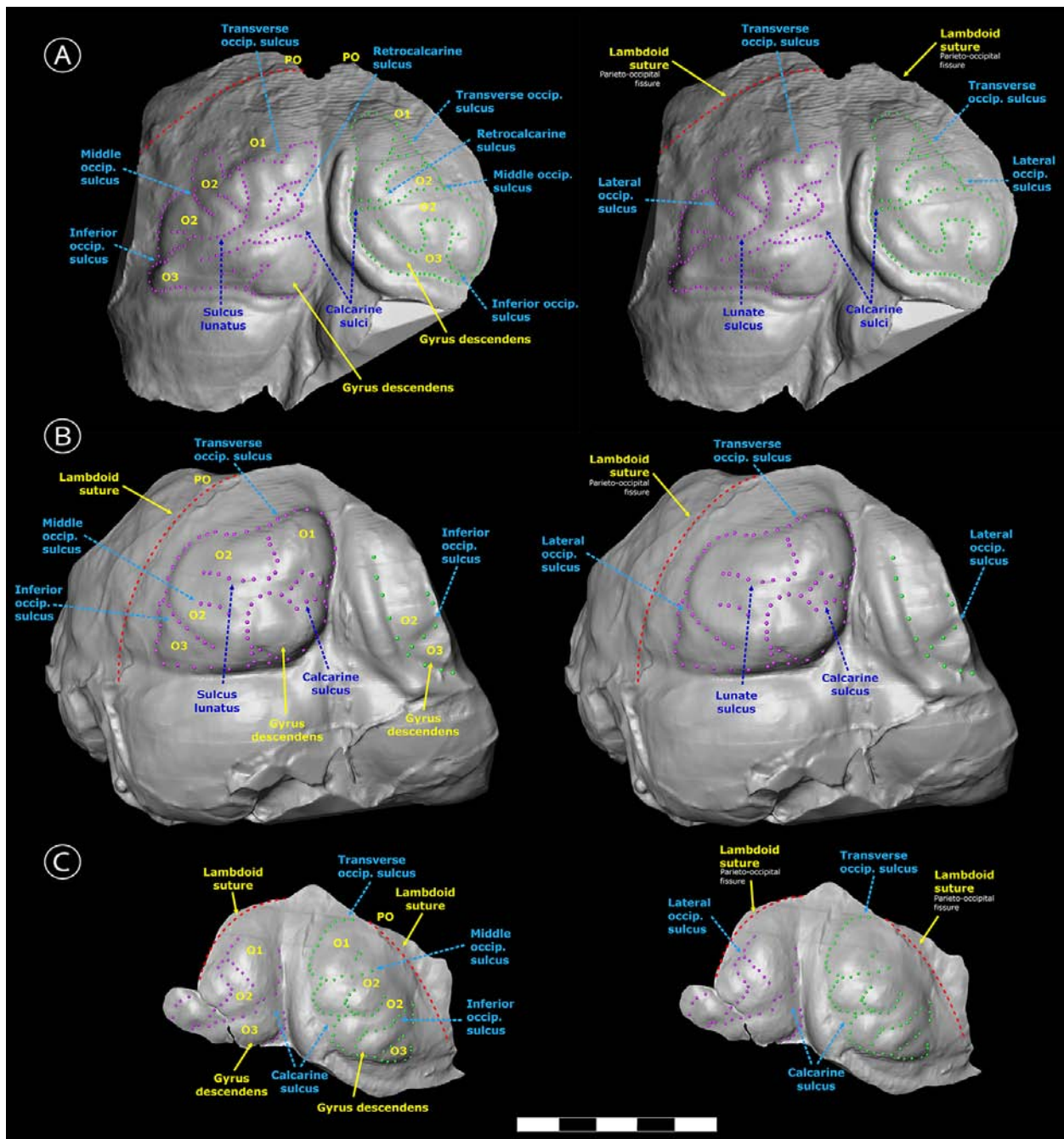
El área visual, responsable del procesamiento visual, coincide con bastante precisión con el lóbulo occipital. Está dividida en 5 sectores funcionales, nombrados de V1 a V5, áreas 17, 18 y 19 según Brodmann (Brodmann, 1903, 1909). El área V1 (estriada o cortex visual primario, 17 de Brodmann) y V2 (paraestriada, 18 de Brodmann) están localizadas en las fosas occipitales (Amunts et al., 2000; Hinds et al., 2009), por lo que son susceptibles de ser estudiadas dado que es en estas fosas donde se encuentra la mayoría de huellas óseas, seguramente por la presión ejercida por la región de los polos occipitales. El área V1 está estrechamente asociada al surco calcarino (Amunts et al., 2000; Hinds et al., 2008; Malikovic et al., 2012), que además suele dejar una impronta reconocible, por lo que nos hemos centrado en identificar y analizar este surco en particular. Las fosas occipitales, como ya se ha mencionado, exhiben habitualmente una profusión de huellas óseas de otros surcos y giros que trataremos en su momento.

El surco o fisura calcarina ha sido identificado en los tres occipitales más completos de El Sidrón (SD-1219, SD-1149 y SD-2300), mientras que por razones de



conservación no ha sido posible en SD-370a. Nos gustaría destacar la calidad de las huellas óseas en los tres especímenes, especialmente notable en SD-2300, adscrito al individuo juvenil J1, tal vez por estar todavía su cerebro en desarrollo (Rosas et al., 2017, 2018). Mencionamos este aspecto porque no suele ser habitual tal grado de preservación en fósiles que permitan hacer identificaciones tan precisas de los surcos y giros. Los resultados obtenidos indican que el surco calcarino en los ejemplares de El Sidrón es de gran tamaño, largo y ancho, desarrollándose latero-caudalmente por la superficie lateral del polo occipital (Fig. 17). El calcarino del lado derecho, identificado en SD-2300 y SD-1149, parece de menor tamaño al estar enmascarado por el surco del seno dominante, dejando a la vista solo la parte final (Fig. 17). Por contraste en humanos actuales el calcarino alcanza el exterior el polo en muchas menos ocasiones, y cuando lo hace no penetra demasiado en la superficie del polo occipital. Además en neandertales el extremo del calcarino es simple comparado con sapiens, que es más variable atendiendo a las categorías de Ono et al. (1990) lo cual añade otra diferencia más en este surco entre estas dos especies.

El surco calcarino discurre por el interior del lóbulo occipital pero es bastante fácil de identificar cuando alcanza la región posterior del polo, donde a veces aparece y se extiende por la superficie exterior en mayor o menor medida. En hemisferios cerebrales se puede distinguir a simple vista, tanto real como virtualmente. Dentro de la alta variabilidad en la disposición de surcos y giros en el occipital, puede considerarse constante y de localización razonablemente segura. Por ello la categorización que hemos seguido en sapiens nos parece fiable. Estos criterios se ven reforzados por la metodología seguida en cuanto a la correspondencia tejido blando-duro, expuesta en Rosas et al. (2013, 2014), aplicada en este caso al occipital. Podría no obstante ponerse en duda su identificación en los fragmentos craneales examinados, tanto de El Sidrón como de otros neandertales, dada la siempre problemática asociación de relieves óseos con circunvoluciones en restos fósiles (de ahí el intenso y largo debate sobre la posición del surco semilunar en australopitecinos, como se verá más adelante). Sin embargo confiamos en su correcta identificación por dos razones. En primer lugar por la alta calidad de las huellas óseas endocraneales de los especímenes de El Sidrón. En segundo lugar por su ubicación, que hace improbable que sea otro surco el que se localiza en esa parte central próxima al plano mediano-sagital de las fosas occipitales. En otros moldes endocraneales examinados, por múltiples factores, es difícil asignar con exactitud surcos y giros, sin embargo si está suficientemente desarrollado el calcarino suele ser posible identificarlo.



**Figura 17.** Vista posterior de los moldes endocraneales virtuales de los occipitales de El Sidrón SD-2300 (A), SD-1219 (B) y SD-1149 (C), mostrando el patrón de surcos y giros según dos nomenclaturas (Duvernoy, 1991 a la izquierda y Alves et al., 2012 a la derecha). O1 surco occipital superior, O2 medio o lateral y O3 inferior. PO línea parieto-occipital. Escala en cm. De García-Tabernero et al. (2018).

Dado además que es el surco más predecible de las áreas corticales primarias (Fischl et al., 2008) y que está asociado directamente a la corteza visual primaria, área V1 ó 17 de Brodmann, que se localiza en torno a él (Amunts et al., 2000; Fischl et al., 2008), la variabilidad en su forma predice la del área V1 (Malikovic et al., 2012). Por tanto el tamaño, la anchura, el grado de extensión en la superficie lateral de la fosa, indicativo de su gran profundidad, observados en los ejemplares de El Sidrón, nos permite afirmar que el cortex visual primario sería mayor en neandertales comparado con sapiens. Esto apoyaría la hipótesis de Pearce et al. (2013) de un mayor cortex visual

en neandertales, y estaría así mismo en consonancia con la afirmación de Balzeau et al. (2012) de una mayor superficie de los lóbulos occipitales en esta especie, y en *H. erectus*, comparado con sapiens. Igualmente es coherente con la afirmación de la reducción del cortex visual en *H. sapiens* (Holloway, 1985, 2008), que habría sido desplazado posteriormente debido al aumento de las áreas parietales (Aiello y Dean, 1990; Grimaud-Hervé, 1997; Bruner et al., 2003; Bruner, 2004), afectando particularmente al área V1 o cortex visual primario (de Sousa et al., 2010).

Puntualizaremos que la premisa de Pearce et al. (2013) de un mayor cortex visual se basa indirectamente en el tamaño orbital y en el supuesto de la alta correlación entre los componentes de sistema visual, que escalarían juntos (Schultz, 1940; Andrews et al., 1997; Stevens, 2001; Barton, 2007; Yan et al., 2009; Pearce y Bridge, 2013). Sin embargo esta correlación, si bien existe, es más débil de lo que parece (Masters et al., 2015), por eso es importante haber podido comprobar las dimensiones del cortex visual de manera más inmediata sobre uno de los surcos más directamente asociados a él. Por otra parte, y siguiendo con la hipótesis de Pearce y colaboradores (2013), no estamos de acuerdo con la proposición de un mayor cortex visual en neandertales como adaptación a las condiciones de baja luminosidad propias de latitudes altas. Esta idea se basa en trabajos previos de la misma autora que exponen que en humanos modernos de latitudes altas, sus cortex visuales serían mayores para mantener la agudeza visual en condiciones de baja luminosidad (Pearce y Dunbar, 2012; Pearce y Bridge, 2013), inferidos una vez más por el tamaño de la órbita. Dado que los individuos de El Sidrón pueden considerarse neandertales plenamente del Sur, así como la amplia distribución de esta especie por latitudes bajas (sur de Europa, Oriente Próximo), esta explicación no nos parece válida aún asumiendo cierta variabilidad intraespecífica en neandertales (Bastir et al., 2010).

Parece ser que la expansión alométrica del cerebro neandertal se ha concentrado en el eje antero-posterior, experimentando flexión dorsal (*dorsal bending*), aumentando los lóbulos frontales y occipitales, sin variación notable en el eje lateral (Bruner et al., 2003; Bruner, 2004), lo cual podría llevar asociado un incremento del cortex visual. Reforzando esto, Balzeau (2012) muestra que los neandertales presentarían la mayor superficie en los lóbulos frontales y una de las mayores en los occipitales, comparado con otros homínidos. Por otro lado la forma larga y ancha del calcarino en los individuos de El Sidrón (Fig. 17), ampliamente expandido por la parte lateral del polo, está en consonancia con la inclinación del resto de componentes de las fosas occipitales previamente tratados: senos venosos y fosas supra e infracalcarina (Fig. 16).

Finalmente, una implicación funcional del relativamente gran tamaño del cortex visual primario en neandertales sería que habrían tenido una mayor agudeza visual que

sapiens ya que, según algunos estudios, esta puede predecirse por el tamaño de área V1 (Boynton y Duncan, 2002; Duncan y Boynton, 2003). Esta relación es estrecha también en monos (Cowey y Ellis, 1967; Cowey y Ellis, 1969), por lo que todo parece indicar que existe una alta correlación en la disposición topográfica en las vías visuales, donde la retina se proyecta magnificada en el cortex visual, por lo que el tamaño de este sería reflejo de la agudeza visual (Rolls y Cowey, 1970; Cowey y Rolls, 1974).

Otro interesante y hasta cierto punto polémico surco cerebral es el *sulcus lunatus* o surco semilunar, que ha sido también identificado en dos occipitales de El Sidrón (Fig. 17). El largo e intenso debate sobre este surco se basa en la secuencia temporal de los fenómenos de expansión y reorganización cerebrales en homínidos. La clave es cómo fue la secuencia ¿primero expansión, luego reorganización, o fueron en parte simultáneos? El debate es indicativo también de la dificultad de interpretar huellas en superficies óseas o moldes endocraneales para identificar supuestos surcos y giros, así como de las dramáticas implicaciones que esta identificación puede tener. El surco semilunar marca la extensión del cortex visual en grandes simios, coincidiendo aproximadamente con el límite del lóbulo occipital. La posición de este surco, es indicativa de reorganización cerebral al estar en humanos notablemente desplazada posteriormente, hacia el polo, alejándose por tanto de la sutura lambdoidea, habiéndose reducido el cortex visual respecto a estos simios, entre otras áreas reorganizadas. La posición del *lunatus* podría ser el primer indicio de reorganización cerebral en homínidos. Ya hemos visto en el apartado 1.1.2.3. *Surcos y giros: implicaciones funcionales* como todo comienza con el trabajo de Dart (1925) sobre el cráneo del niño de Taung. En esencia, este debate tiene interés básicamente en los primeros homínidos, donde el comienzo del incremento cerebral en volumen pudo haber precedido o haberse simultaneado con fenómenos de reorganización cerebral. Una posición más anterior, más cercana a la sutura lambdoidea del surco semilunar, revelaría que no hay todavía reorganización destacable en estos primeros homínidos, que comenzaría más tarde, cuando se ha alcanzado un determinado volumen cerebral, posiblemente con *Homo*: primero expansión, luego reorganización (Tobias, 1971; Falk, 1980, 1983, 1985; Jerison, 1990; Armstrong et al., 1991; Jerison, 1991; Falk, 2014, entre otros muchos trabajos). En cambio una posición del *lunatus* más hacia el polo, alejada de la sutura lambdoidea, implicaría que la reorganización cerebral ya habría comenzado ya que indica que la reducción del cortex visual, en ausencia de incremento cerebral notable, o de manera simultánea al aumento de volumen: primero reorganización, luego expansión (Holloway, 1981b, 1984, 1992; Holloway et al., 2003; Holloway, 2008; Zilles et al., 2013, por citar solo algunos).

Creemos sin embargo que este debate, aún siendo interesante, está fuera del alcance de esta Tesis, dado que no estamos estudiando australopitecinos, y una vez consolidado el género *Homo* el surco semilunar aparece ya como un rasgo derivado,



claramente desplazado caudalmente, alejado de la sutura lambdoidea, como se ha visto en numerosas especies de este género, lo cual sería un claro indicio de reorganización cerebral (Holloway et al., 2004a; Falk et al., 2009; de Sousa et al., 2010, entre otros). Otros estudios, además, sugieren que el *lunatus* que presentan los grandes simios podría no ser homólogo al de humanos (Allen et al., 2006), lo cual cambiaría el enfoque de este controvertido asunto. Añadiremos que, como ya se ha dicho, este surco ha podido ser identificado en dos de los especímenes de El Sidrón (Fig. 17), situándose dentro de la fosa del polo occipital, manifiestamente en posición posterior, alejado por tanto de la sutura lambdoidea. Su ubicación es coherente con el patrón "humano" o derivado (*human-like* en la literatura), frente al modelo "póngido" o primitivo (*pongid-like*), encontrado tanto en sapiens modernos como en otros fósiles estudiados (Clark, 1938; Dean et al., 1998; Holloway et al., 2004a; Falk et al., 2009; Gilbert et al., 2009), lo cual es lo esperable en un homínido altamente encefalizado y reorganizado, que ya reducido en gran medida su cortex visual comparado con grandes simios (Kaas, 1978; Holloway et al., 2003; Kaas, 2013). Dejando aparte a los australopitecinos, al parecer la presencia o ausencia de este surco no aporta información filogenética al ser independiente de la especie, habiéndose encontrado en prácticamente todos los miembros de *Homo*: *H. neanderthalensis*, *H. sapiens* arcaico y moderno, *H. floresiensis*, *H. heidelbergensis/rhodesiensis*, *H. erectus* africanos y asiáticos, en posición variable dentro de las fosas occipitales, dependiendo de cada espécimen, aunque siempre situado posteriormente.

Finalmente, otros sulci y gyri se han identificado en los tres occipitales mejor conservados de El Sidrón, como puede apreciarse en la Figura 17. Del análisis de los mismos se deduce que en general, el patrón es similar a sapiens (con las excepciones ya mencionadas), tanto en número como en posición relativa, teniendo en cuenta la gran variabilidad que existe en esta parte del cerebro. Reflejo de ello es, quizás, que a día de hoy la nomenclatura de los *sulci* y *gyri* occipitales no está totalmente normalizada, como sí ocurre en el lóbulo frontal o temporal, habiendo manejado diferentes trabajos y terminologías para asegurarnos una correcta identificación, desde las que podríamos llamar clásicas (Ono et al., 1990; Duvernoy, 1991) hasta otras con puntos de vista más actuales (Alves et al., 2012). Todo ello, junto con la calidad de las improntas óseas de los especímenes de El Sidrón, hace que se haya llegado a una identificación y descripción minuciosa y precisa de los surcos y giros de la región del polo occipital (ver Fig. 17), pocas veces antes lograda en fósiles. Desafortunadamente pocas inferencias funcionales se pueden extraer, aparte de aspectos generales como son el alto grado de girificación en neandertales, similar en a sapiens, que indicarían un cerebro sofisticado y altamente reorganizado.

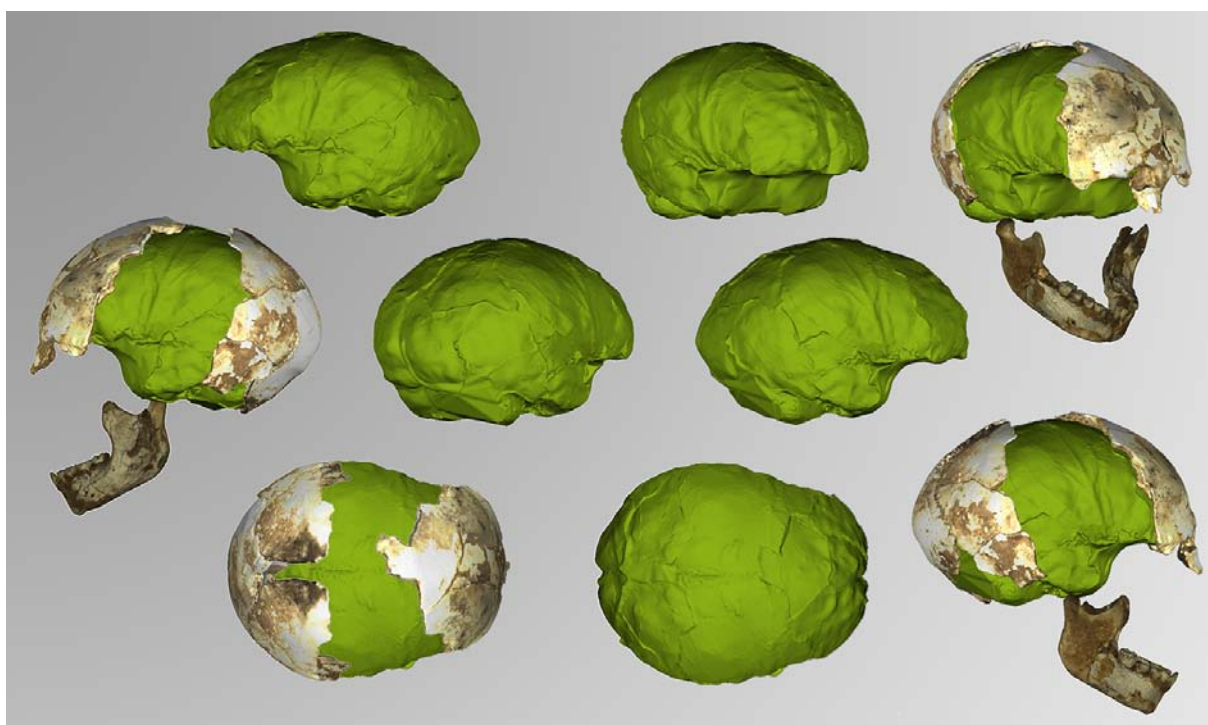
## 4.2. DISCUSIÓN OBJETIVO 2

El marco teórico general que subyace en esta Tesis plantea la existencia de diferencias morfológicas y funcionales entre *H. neanderthalensis* y *H. sapiens* basándose en que si las trayectorias evolutivas que han seguido ambas especies para lograr un cerebro de gran tamaño han sido distintas (Bruner et al., 2003), esto debería reflejarse en diferencias tanto morfológicas como funcionales. A lo largo de los diferentes trabajos expuestos en el apartado de Resultados, hemos explorado estas diferencias en aquellos rasgos que nos permiten analizar los fósiles, tanto en morfologías y patrones, como aspectos funcionales.

En esta sección discutiremos la sugestiva cuestión de si también existen diferencias en el desarrollo del sistema nervioso, particularmente del cerebro. Se han propuesto dos escenarios hipotéticos. Por una parte que los patrones de crecimiento cerebral entre neandertales y sapiens son distintos, difiriendo fundamentalmente en la exclusiva fase de globularización de este último (Gunz et al., 2010; Neubauer et al., 2010). Por otra, que dichos patrones son básicamente iguales, cuestionando que el particular crecimiento cerebral sapiens postnatal sea un carácter derivado único (Ponce de León et al., 2008; Ponce de León et al., 2016). Ambas pueden inscribirse en la hipótesis más general, subyacente a lo largo de esta Tesis, desarrollada por Bruner et al. (2003), que plantea dos trayectorias evolutivas distintas en el proceso de encefalización en homínidos. Para explorar estas cuestiones el objetivo principal ha sido calcular el volumen endocraneal (VE) del individuo juvenil El Sidrón J1, y relacionarlo con el grado de desarrollo postcraneal, obteniendo así inferencias sobre el crecimiento de su sistema nervioso, y por extensión de neandertales. Este objetivo se ha alcanzado reconstruyendo virtualmente el cráneo a través de los fragmentos conservados (Rosas et al. 2017, S8), como paso previo para generar los moldes endocraneales de los que se obtiene el volumen consenso de la cavidad craneal (Fig. 18). Además se ha llevado a cabo un segundo método con Morfometría Geométrica basado en la relación lineal entre el tamaño del occipital (estimado por el *centroid size*) y el VE. Todo ello en el marco de un estudio más completo sobre patrones de crecimiento y desarrollo en neandertales, desde una perspectiva organísmica, que abarca casi todos los sistemas esqueléticos dado el alto grado de preservación de elementos óseos de este individuo (Rosas et al., 2017, 2018). Por ello los datos obtenidos para el VE se han visto reforzados por otros indicadores como veremos.

En cuanto a los resultados, el cálculo del VE del individuo J1 por medio de la reconstrucción virtual arroja un volumen consenso de 1330.57 cm<sup>3</sup>, lo cual representa un 87.5% de la media neandertal, estimada en 1520 cm<sup>3</sup> (Rosas et al., 2017). En humanos modernos el 90% del peso cerebral adulto se alcanza en torno a los 5 años (Robson y Wood, 2008), y el 95% a los 7 años (Cabana et al., 1993), por tanto teniendo en cuenta

que la edad estimada para J1, que es 7.7 años, podemos concluir que el crecimiento cerebral alcanzado está lejos de la de sapiens esa edad, de un 87.5% de J1 a un 95%, lo que apunta a un ritmo de crecimiento y maduración cerebral diferente respecto de *H. sapiens*. Estos datos parecen apoyar la hipótesis de que los patrones de crecimiento cerebral entre neandertales y sapiens son distintos. El estudio de los restos dentales y postcraneales, sin embargo, indican un ritmo de crecimiento para el resto del organismo similar a las humanos modernos, con alguna excepción como el esqueleto axial, junto con otra información relevante: sexo masculino, estimación de peso, 26 kg y altura, 111 cm... (Rosas et al., 2017).



**Figura 18.** Diferentes vistas de la reconstrucción virtual del cráneo del individuo juvenil El Sidrón J1, a partir del cual se obtiene el molde endocraneal, en verde, que arroja el dato del volumen endocraneal.

Reforzando estos resultados del VE del juvenil J1, tenemos otros indicadores que permiten suponer que su sistema nervioso, y por tanto el cerebro, estaba todavía en crecimiento, no habiéndose alcanzado el tamaño casi definitivo que a esta edad ya se ha logrado en sapiens generalmente. El método de la relación tamaño del occipital-VE, si bien no es comparable al primero, da un VE también bajo respecto al volumen de un adulto de El Sidrón calculado por el mismo método ( $1253.2 \text{ cm}^3$  de J1 frente a  $1448.26 \text{ cm}^3$  de SD-12319); esto debe tomarse no como un cálculo absoluto, sino como una estimación relativa, pero apunta igualmente a un VE de J1 alejado del valor de un adulto. Además, la anchura de los senos duros es la menor de toda una amplia muestra de *Homo*, tanto fósiles como actual (ver Fig. S23 en Rosas et al. 2017), por debajo incluso de individuos infantiles, lo que junto con el patrón de remodelación ósea de la superficie endocraneal del occipital (Fig. 4 en Rosas et al. 2017), que muestra áreas de reabsorción

ósea asociadas al crecimiento del cerebro (Kranioti et al., 2009), las abundantes y frescas huellas óseas de surcos y giros en la cara interna de los huesos frontal y occipital, apuntan igualmente a un cerebro todavía en desarrollo, lo que supondría un ritmo de crecimiento ligeramente distinto al de sapiens, alargándose en el tiempo respecto a esta especie. Por otra parte algunos datos del esqueleto postcraneal, como la fusión no completada de parte de las vértebras (Fig. 2 en Rosas et al. 2017), apuntan también en la misma dirección que dado que aunque la secuencia de maduración sería similar a sapiens, corresponderían a un individuo de menor edad.

La idea de un periodo de crecimiento cerebral más largo en neandertales, comparado con sapiens, ha generado cierto debate científico. La principal crítica se refiere al valor usado como media neandertal del VE, 1520 cm<sup>3</sup>, sobreestimado según el autor de estos argumentos, por lo que el dato del 87.5% de VE de J1 sería erróneo, debiendo ser realmente un porcentaje mayor, lo que implica que, contra lo propuesto en nuestro trabajo, J1 estaría muy cerca de alcanzar su VE definitivo (DeSilva, 2018). Estas conclusiones están por tanto en consonancia con la hipótesis de Ponce de León et al., (2008) y Ponce de León et al. (2016) de patrones de crecimiento cerebral muy similares entre neandertales y sapiens. Sin embargo, la discusión sobre el tipo de muestra o los especímenes que deben tenerse en cuenta a la hora de calcular una media de referencia no parece muy productiva, ya que las posibilidades para componer dicha muestra serán siempre numerosas según las variables que se consideren para incluir o no determinados ejemplares (sexo, edad, sólo los llamados *clásicos* frente a todo el espectro neandertal, etc). Además las estimaciones de VE para cada espécimen varían en ocasiones según el método y el investigador. Esto generaría una controversia perpetua sobre la validez del porcentaje obtenido, sin argumentos realmente definitivos para zanjar la cuestión. Por ello pensamos que el dato obtenido de un 87.5% del valor adulto, más que tener valor por sí mismo, lo tiene dentro de un contexto donde otros resultados apuntan en la misma dirección, como son principalmente las evidencias histológicas de formación de hueso en la superficie endocraneal occipital, el tener unos senos duros de tamaño pequeño y el retraso en la fusión de determinadas vértebras (Rosas et al., 2018). Además las nítidas impresiones óseas en la cara endocraneal del occipital refuerzan también la idea de un cerebro todavía en crecimiento. Sintetizando, existe una falta de sincronía entre el grado de maduración postcraneal y dental, similar a sapiens, y el del sistema nervioso/cerebro, que debería ser igualmente análogo a sapiens de su edad, pero que sin embargo muestra indicios de no haberlo alcanzado todavía. Por ello parece legítimo concluir que existen diferencias a nivel de crecimiento del cerebro entre ambas especies, con un ritmo distinto, más dilatado en el tiempo, en neandertales respecto a sapiens.



### 4.3. PASOS FUTUROS EN LA INVESTIGACIÓN

Afortunadamente desde un punto de vista paleoneurológico quedan varios aspectos por estudiar en los fósiles de El Sidrón, así como en neandertales y otros homínidos. En primer lugar situaríamos abordar el estudio de los lóbulos frontales, que ahora mismo está ya llevándose a cabo. También los parietales, si bien en este caso los restos craneales están peor conservados. Con esto quedaría completada una primera etapa, abarcando globalmente las principales estructuras encefálicas, especialmente el cerebro.

Varias cuestiones emanan directamente de los trabajos presentados en esta Tesis. Así nos planteamos:

- ★ Continuar con la estimación de volúmenes endocraneales en el resto de individuos de El Sidrón. Hay varios fragmentos craneales de adultos, algunos aparecen en este trabajo, que se postulan como candidatos idóneos. Será todo un reto por la naturaleza incompleta de los restos así como la falta de asociación directa entre algunos restos complementarios (occipitales con frontales, etc).
- ★ Completar el estudio de la configuración de las fosas occipitales (oblicua vs paralela respecto del plano sagital) y su contenido anatómico en otros homínidos aparte de neandertales y sapiens, especialmente del Pleistoceno Medio, encuadrado en la hipótesis de las diferentes trayectorias evolutivas en la encefalización de homínidos.
- ★ Relacionado con esto, merece la pena explorar en mayor profundidad el posible efecto del *dorsal bending*, o flexión dorsal, en la configuración de la anatomía de la fosa occipital. La mayor o menor tensión de los tejidos meníngeos, especialmente la hoz del cerebro, asociada a un potencial crecimiento cerebral principalmente en el eje antero-posterior parece también interesante.
- ★ Otros elementos anatómicos endocraneales/encefálicos, más difíciles sin embargo de aprehender fundamentalmente por la naturaleza de las improntas óseas, merecen también ser revisados, al menos con estudios preliminares para comprobar su potencial, como serían nervios, sistemas arteriales, cerebelo, etc.
- ★ Ampliar el estudio del surco calcarino a especies del Pleistoceno Medio así como explorarlo en más especímenes neandertales. La experiencia previa predice que no será fácil ya que múltiples factores dificultan su identificación y análisis con cierta seguridad: la resolución de moldes, el estado del propio resto fósil (pobre conservación de las huellas endocraneales por fenómenos tafonómicos, sedimento ocultando improntas, etc), insuficiente calidad de las tomografías, entre otros.

- ★ El diferente ritmo de crecimiento cerebral en neandertales respecto a sapiens, es un aspecto sumamente interesante que merece la pena seguir siendo estudiado, teniendo en cuenta además las hipótesis contrapuestas que existen al respecto, así como el debate que generó en el momento de su publicación.

## CAPÍTULO 5. CONCLUSIONES

1. Se han encontrado diferencias entre los cerebros de neandertales y sapiens, tanto a nivel morfológico como, por inferencia, funcional. Los caminos evolutivos en el proceso de encefalización seguidos por estas dos especies hermanas parecen distintos y por tanto sustentan el marco teórico que subyace en esta tesis, enunciado por Bruner et al. (2003).
2. Los individuos de El Sidrón muestran rasgos típicamente neandertales, en cuanto a los caracteres y anatomía estudiados, dentro de la variabilidad de la especie *H. neanderthalensis*.
3. Los patrones de drenaje de los senos duros y las petalias sugieren cierta singularidad en la asimetría endocraneal en *H. neanderthalensis* respecto de otros homínidos. En los senos presentan el patrón más común, si bien muy lateralizado. Sin embargo en las petalias el modelo menos común, el de petalia occipital derecha, muestra una frecuencia ligeramente mayor que en la mayoría de especies de *Homo*, sin estar todavía clara una posible interpretación de este sesgo. El patrón de drenaje venoso aparece como un rasgo más claramente diferenciador de neandertales.
4. Los resultados indican un grado de asimetría o lateralización mayor en neandertales, más extrema que la de cualquier otra especie de *Homo* estudiada, incluida sapiens, como atestiguan 1- la ausencia de casos confluentes, 2- mayor porcentaje de dominancia derecha, 3- cuando es dominante el seno derecho, se desvía de la cresta occipital interna (plano sagital) con más frecuencia, 4- mayor presencia del seno petroescamoso. Por tanto un patrón típico neandertal sería: dominante derecho, sin comunicación notable con el sistema izquierdo, desviado en gran medida del plano sagital.
5. La mayor lateralización de los elementos anatómicos de la fosa occipital puede deberse a la expansión puramente alométrica del patrón cerebral primitivo, resultado de una flexión dorsal, principalmente en el eje antero-posterior. La inclinación de las fosas occipitales respecto del plano sagital estaría también en esta línea de interpretación.
6. Como conclusión metodológica podemos resaltar que la conjunción de técnicas virtuales y convencionales se ha revelado muy útil. Particularmente la secuencia de disecciones reales centradas en una región del cerebro, moldeado y replicado y

escaneado, disecciones virtuales y tratamiento con Morfometría Geométrica 3D ha sido muy fructífera.

7. Respecto a surcos y giros cerebrales, el patrón y el grado de girificación del cerebro es en general similar entre las dos especies. Sin embargo existen algunas notables diferencias, como las observadas en la disposición de surcos y giros del lóbulo temporal, muy claras en la región del polo. En neandertales los giros temporales inferior y medio definen esta región, mientras que en humanos modernos es el giro superior el que la determina.
8. En cuanto a las diferencias en el lóbulo occipital, destacan las halladas en el surco calcarino con implicaciones funcionales. El cortex visual primario es de mayor tamaño en neandertales que en sapiens, lo que podría relacionarse con una mayor agudeza visual en los primeros. Otros surcos, como el semilunar, aparecen en una disposición similar a *H. sapiens*.
9. El volumen endocraneal del individuo juvenil El Sidrón J1 se ha estimado en 1330 cm<sup>3</sup> considerándose un consenso válido después de comparar diferentes métodos de cálculo tanto absolutos y relativos.
10. Existen diferencias en el crecimiento y desarrollo del sistema nervioso, principalmente el cerebro, entre neandertales y sapiens, que estaría más extendido en el tiempo en los primeros respecto a los segundos.



## CAPÍTULO 6. BIBLIOGRAFÍA

- Aiello LC, Dean C. 1990. An introduction to human evolutionary anatomy. London: Academic Press  
Harcourt Brace & Company.
- Alves RV, Ribas GC, Párraga RG, de Oliveira E. 2012. The occipital lobe convexity sulci and gyri.  
Journal of Neurosurgery 116:1014-1023.
- Allen JS, Bruss J, Damasio H. 2006. Looking for the lunate sulcus: A magnetic resonance imaging  
study in modern humans. Anatomical Record 288A:867-876.
- Amunts K, Malikovic A, Mohlberg H, Schormann T, Zilles K. 2000. Brodmann's Areas 17 and 18  
Brought into Stereotaxic Space—Where and How Variable? NeuroImage 11:66-84.
- Andrews TJ, Halpern SD, Purves D. 1997. Correlated Size Variations in Human Visual Cortex,  
Lateral Geniculate Nucleus, and Optic Tract. The Journal of Neuroscience 17:2859-2868.
- Armstrong E, Schleicher A, Omran H, Curtis M, Zilles K. 1995. The Ontogeny of Human Gyrification.  
Cerebral Cortex 5:56-63.
- Armstrong E, Zilles K, Curtis M, Schleicher A. 1991. Cortical folding, the lunate sulcus and the  
evolution of the human brain. Journal of Human Evolution 20:341-348.
- Balzeau A, Holloway RL, Grimaud-Hervé D. 2012. Variations and asymmetries in regional brain  
surface in the genus *Homo*. Journal of Human Evolution 62:696-706.
- Barton RA. 2007. Evolutionary specialization in mammalian cortical structure. Journal of  
Evolutionary Biology 20:1504-1511.
- Barton Robert A, Venditti C. 2014. Rapid Evolution of the Cerebellum in Humans and Other Great  
Apes. Current Biology 24:2440-2444.
- Bastir M, Rosas A. 2005. The hierarchical nature of morphological integration and modularity in the  
human posterior face. American Journal of Physical Anthropology DOI: 10.1002/ajpa.2019.
- Bastir M, Rosas A. 2006. Correlated variation between the lateral basicranium and the face: a  
geometric morphometric study in different human groups. Archives of Oral Biology 51:814-  
824.
- Bastir M, Rosas A, García-Taberner A, Peña-Melián A, Estalrich A, de la Rasilla M, Fortea J. 2010.  
Comparative morphology and morphometric assessment of the Neandertal occipital  
remains from the El Sidrón site (Asturias, Spain: years 2000-2008). Journal of Human  
Evolution 58:68-78.
- Bastir M, Rosas A, Gunz P, Peña-Melián A, Manzi G, Harvati K, Kruszynski R, Stringer C, Hublin J-J.  
2011. Evolution of the base of the brain in highly encephalized human species. Nature  
Communications 2:588.
- Bastir M, Rosas A, Kuroe K. 2004. Petrosal orientation and mandibular ramus breadth: Evidence of  
a developmental integrated petroso-mandibular unit. American Journal of Physical  
Anthropology 123:340-350.
- Bastir M, Rosas A, Lieberman DE, O'Higgins P. 2008. Middle Cranial Fossa Anatomy and the Origin  
of Modern Humans. Anatomical Record 291:130-140.
- Beards SC, Yule S, Kassner A, Jackson A. 1998. Anatomical variation of cerebral venous drainage:  
the theoretical effect on jugular bulb blood samples. Anaesthesia 53:627-633.
- Bermúdez de Castro JM, Arsuaga JL, Carbonell E, Rosas A, Martínez I, Mosquera M. 1997. A  
Hominid from the Lower Pleistocene of Atapuerca, Spain: Possible Ancestor to Neandertals  
and Modern Humans. Science 276:1392-1395.

- Bookstein FL. 1991. Morphometric tools for landmark data. Cambridge: Cambridge University Press.
- Bookstein FL. 1997. Landmark methods for forms without landmarks: morphometrics of group differences in outline shape. *Medical Image Analysis* 1:225-243.
- Boynton GM, Duncan RO. 2002. Visual acuity correlates with cortical magnification factors in human V1. *Journal of Vision* 2:11-11.
- Brodmann K. 1903. Beiträge zur histologischen Lokalisation der Grosshirnrinde. II. Der Calcarinustyp. *Journal für Psychologie und Neurologie* 11:133-159.
- Brodmann K. 1909. Vergleichende Lokalisationslehre der Großhirn-rinde in ihren Prinzipien dargestellt auf Grund des Zellenbaues. Leipzig.
- Browning H. 1953. The confluence of dural venous sinuses. *The American Journal of Anatomy* 93:307-329.
- Bruner E. 2004. Geometric morphometrics and paleoneurology: brain shape evolution in the genus *Homo*. *Journal of Human Evolution* 47:279-303.
- Bruner E. 2015. *Human Paleoneurology*. New York: Springer.
- Bruner E, Manzi G, Arsuaga JL. 2003. Encephalization and allometric trajectories in the genus *Homo*. Evidence from the Neandertal and modern lineages. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 100:15335-15340.
- Bruner E, Ogiwara N, Tanabe HC. 2018. *Digital Endocasts. From Skulls to Brains*. Tokyo: Springer.
- Butler H. 1957. The development of certain human dural venous sinuses. *Journal of Anatomy* 91:510-526.
- Cabana T, Jolicoeur P, Michaud J. 1993. Prenatal and postnatal growth and allometry of stature, head circumference, and brain weight in québec children. *American Journal of Human Biology* 5:93-99.
- Cabanac M, Brinnet H. 1985. Blood flow in the emissary veins of the human head during hyperthermia. *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology* 54:172-176.
- Castellano S, Parra G, Sánchez-Quinto FA, Racimo F, Kuhlwillm M, Kircher M, Sawyer S, Fu Q, Heinze A, Nickel B, Dabney J, Siebauer M, White L, Burbano HA, Renaud G, Stenzel U, Lalueza-Fox C, de la Rasilla M, Rosas A, Rudan P, Brajković D, Kucan Ž, Gušić I, Shunkov MV, Derevianko AP, Viola B, Meyer M, Kelso J, Andrés AM, Pääbo S. 2014. Patterns of coding variation in the complete exomes of three Neandertals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*.
- Clark WL. 1938. The endocranial cast of the Swanscombe skull bones. *Journal of the Royal Anthropological Institute* 68:61-67.
- Cowey A, Ellis CM. 1967. Visual acuity of rhesus and squirrel monkeys. *Journal of Comparative and Physiological Psychology* 64:80-84.
- Cowey A, Ellis CM. 1969. The cortical representation of the retina in squirrel and rhesus monkeys and its relation to visual acuity. *Experimental Neurology* 24:374-385.
- Cowey A, Rolls ET. 1974. Human cortical magnification factor and its relation to visual acuity. *Experimental Brain Research* 21:447-454.
- Chiu HC, Damasio AR. 1980. Human cerebral asymmetries evaluated by computed tomography. *Journal of neurology, neurosurgery, and psychiatry* 43:873-878.

- Churchill SE. 2006. Bioenergetic perspectives on Neanderthal thermoregulatory and activity budgets. In: Hublin J-J, Harvati K, Harrison T, editors. *Neanderthals Revisited: New Approaches and Perspectives*. Dordrecht: Springer Netherlands. p 113-133.
- Dart RA. 1925. *Australopithecus africanus*: the man-ape of South Africa. *Nature* 115:195-199.
- Dart RA. 1940. The status of *Australopithecus*. *American Journal of Physical Anthropology* 26:167-186.
- de Sousa AA, Sherwood CC, Mohlberg H, Amunts K, Schleicher A, MacLeod CE, Hof PR, Frahm H, Zilles K. 2010. Hominoid visual brain structure volumes and the position of the lunate sulcus. *Journal of Human Evolution* 58:281-292.
- Dean D, Hublin J-J, Holloway R, Ziegler R. 1998. On the phylogenetic position of the pre-Neandertal specimen from Reilingen, Germany. *Journal of Human Evolution* 98:485-508.
- Delmas A, Chifflet J. 1950. Le pressoir d'Herophile. *Comptes Rendus de l'Association des Anatomistes* 37:123-131.
- DeSilva JM. 2018. Comment on "The growth pattern of Neandertals, reconstructed from a juvenile skeleton from El Sidrón (Spain)". *Science* 359.
- Dora F, Zileli T. 1980. Common variations of the lateral and occipital sinuses at the confluens sinuum. *Neuroradiology* 20:23-27.
- Dumont J. 1894. Les sinus posterior de la dure-mère et le pressoir d'Herophile chez l'homme. PhD Thesis. In: Nancy (France).
- Duncan RO, Boynton GM. 2003. Cortical Magnification within Human Primary Visual Cortex Correlates with Acuity Thresholds. *Neuron* 38:659-671.
- Duvernoy HM. 1991. *The Human Brain: surface, three-dimensional sectional anatomy with MRI, blood supply*, 2nd Edition ed. Austria: Springer.
- Eckenhoff JE. 1970. The physiologic significance of the vertebral venous plexus. *Journal of Surgery Gynecology and Obstetrics* 131:72-78.
- Estalrich A, Rosas A. 2013. Handedness in Neandertals from the El Sidrón (Asturias, Spain): Evidence from Instrumental Striations with Ontogenetic Inferences. *PLoS ONE* 8:e62797.
- Estalrich A, Rosas A, García-Tabernero A, Huguet R, Bastir M, de la Rasilla M. 2012. Handedness on 11 Neandertals from the El Sidrón cave (Asturias, Spain): Evidence from the non-dietary dental wear. In: *Evolution ESftSoH*, editor. 2nd Annual Meeting of the ESHE. Bordeaux (France). p 74.
- EVAN-Society. 2010. ET, Toolkit for geometric morphometric analysis. . In.
- Falk D. 1980. A reanalysis of the South African australopithecine natural endocasts. *American Journal of Physical Anthropology* 53:525-539.
- Falk D. 1983. The Taung endocast: A reply to Holloway. *American Journal of Physical Anthropology* 60:479-489.
- Falk D. 1985. Hadar AL 162-28 endocast as evidence that brain enlargement preceded cortical reorganization in hominid evolution. *Nature* 313:45-47.
- Falk D. 1986a. Endocranial casts and their significance for primate brain evolution. In: Swindler DR, Erwin J, editors. *Comparative Primate Biology. Vol. 1: Systematics. Evolution and Anatomy*. New York. p 477-490.
- Falk D. 1986b. Evolution of cranial blood drainage in hominids: Enlarged occipital/marginal sinuses and emissary foramina. *American Journal of Physical Anthropology* 70:311-324.

- Falk D. 1990. Brain evolution in *Homo*: The "radiator" theory. *Behavioral and Brain Sciences* 13:333-344.
- Falk D. 2007a. Constraints on brain size: The radiator hypothesis. In: Kaas JH, editor. *Evolution of Nervous Systems*. Oxford: Academic Press. p 347-354.
- Falk D. 2007b. Evolution of the Primate Brain. In: Henke W, Tattersall I, editors. *Handbook of Paleoanthropology Vol.2*. Berlin, Heidelberg, New York: Springer Verlag. p 1133-1162.
- Falk D. 2014. Interpreting sulci on hominin endocasts: Old hypotheses and new findings. *Frontiers in Human Neuroscience* 8.
- Falk D, Conroy GC. 1983. The cranial venous sinus system in *Australopithecus afarensis*. *Nature* 306:779.
- Falk D, Hildebolt C, Smith K, Morwood MJ, Sutikna T, Jatmiko, Wayhu Saptomo E, Prior F. 2009. LB1's virtual endocast, microcephaly, and hominin brain evolution. *Journal of Human Evolution* 57:597-607.
- Fischl B, Rajendran N, Busa E, Augustinack J, Hinds O, Yeo BTT, Mohlberg H, Amunts K, Zilles K. 2008. Cortical Folding Patterns and Predicting Cytoarchitecture. *Cerebral Cortex* 18:1973-1980.
- Fritsch H, Kühnel W. 2003. *Atlas de anatomía (vol. 2): órganos internos*, 7<sup>a</sup> ed: Omega.
- García-Tabernero A, Peña-Melián A, Rosas A. 2018. Primary visual cortex in neandertals as revealed from the endocranial features of the occipital remains from El Sidrón site. *Journal of Anatomy*.
- Gilbert WH, Holloway RL, Kubo D, Kono RT, Suwa G. 2009. Tomographic analysis of the Daka calvaria. In: Gilbert WH, Asfaw B, editors. *Homo erectus*: University of California Press.
- Green RE, Krause J, Briggs AW, Maricic T, Stenzel U, Kircher M, Patterson N, Li H, Zhai W, Fritz MH-Y, Hansen NF, Durand EY, Malaspina A-S, Jensen JD, Marques-Bonet T, Alkan C, Prufer K, Meyer M, Burbano HA, Good JM, Schultz R, Aximu-Petri A, Butthof A, Hober B, Hoffner B, Siegemund M, Weihmann A, Nusbaum C, Lander ES, Russ C, Novod N, Affourtit J, Egholm M, Verna C, Rudan P, Brajkovic D, Kucan Z, Gusic I, Doronichev VB, Golovanova LV, Lalueza-Fox C, de la Rasilla M, Fortea J, Rosas A, Schmitz RW, Johnson PLF, Eichler EE, Falush D, Birney E, Mullikin JC, Slatkin M, Nielsen R, Kelso J, Lachmann M, Reich D, Pääbo S. 2010. A Draft Sequence of the Neandertal Genome. *Science* 328:710-722.
- Grimaud-Hervé D. 1997. L' évolution de l'encéphale chez *Homo erectus* et *Homo sapiens*: exemples de l'Asie et de l'Europe. Paris: CNRS.
- Gunz P, Mitteroecker P. 2013. Semilandmarks: a method for quantifying curves and surfaces. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy* 24:103-109.
- Gunz P, Mitteroecker P, Neubauer S, Weber GW, Bookstein FL. 2009. Principles for the virtual reconstruction of hominin crania. *Journal of Human Evolution* 57:48-62.
- Gunz P, Neubauer S, Maureille B, Hublin J-J. 2010. Brain development after birth differs between Neanderthals and modern humans. *Current biology* : CB 20:R921-R922.
- Halpern ME, Güntürkün O, Hopkins WD, Rogers LJ. 2005. Lateralization of the Vertebrate Brain: Taking the Side of Model Systems. *The Journal of Neuroscience* 25:10351-10357.
- Hawks J, Hunley K, Lee SH, Wolpoff M. 2000. Population bottlenecks and Pleistocene human evolution. *Molecular Biology and Evolution* 17:2-22.



- Herculano-Houzel S. 2012. The remarkable, yet not extraordinary, human brain as a scaled-up primate brain and its associated cost. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109 Suppl 1:10661-10668.
- Hinds O, Polimeni JR, Rajendran N, Balasubramanian M, Amunts K, Zilles K, Schwartz EL, Fischl B, Triantafyllou C. 2009. Locating the functional and anatomical boundaries of human primary visual cortex. *NeuroImage* 46:915-922.
- Hinds OP, Rajendran N, Polimeni JR, Augustinack JC, Wiggins G, Wald LL, Diana Rosas H, Potthast A, Schwartz EL, Fischl B. 2008. Accurate prediction of V1 location from cortical folds in a surface coordinate system. *NeuroImage* 39:1585-1599.
- Hodgson D. 2009. Evolution of the visual cortex and the emergence of symmetry in the Acheulean techno-complex. *Comptes Rendus Palevol* 8:93-97.
- Hofman MA. 1983. Encephalization in hominids: evidence for the model of punctationalism. *Brain, behavior and evolution* 22:102-117.
- Hofman MA. 1985. Size and shape of the cerebral cortex in mammals. I. The cortical surface. *Brain, behavior and evolution* 27:28-40.
- Hollinshead WH. 1961. *Anatomy for Surgeons*. Vol 1: The head and neck. New York: Harper and Brothers.
- Holloway RL. 1981a. The endocast of the Omo L338y-6 Juvenile Hominid: gracile or robust *Australopithecus*? *American Journal of Physical Anthropology* 54:109-118.
- Holloway RL. 1981b. Revisiting the South African Taung australopithecine endocast: The position of the lunate sulcus as determined by the stereoplotting technique. *American Journal of Physical Anthropology* 56:43-58.
- Holloway RL. 1981c. Volumetric and asymmetry determinations on recent hominid endocasts: Spy I and II, Djebel Ihroud I, and the salè *Homo erectus* specimens, with some notes on neandertal brain size. *American Journal of Physical Anthropology* 55:385-393.
- Holloway RL. 1984. The taung endocast and the lunate sulcus: A rejection of the hypothesis of its anterior position. *American Journal of Physical Anthropology* 64:285-287.
- Holloway RL. 1985. The poor brain of *Homo sapiens neanderthalensis*; see what you please. In: Delson E, editor. *Ancestors; The Hard Evidence*. New York: Alan L. Riss. p 319-324.
- Holloway RL. 1990. Falk's radiator hypothesis. *Behavioral and Brain Sciences* 13:360-360.
- Holloway RL. 1992. The failure of the gyrification index (GI) to account for volumetric reorganization in the evolution of the human brain. *Journal of Human Evolution* 22:163-170.
- Holloway RL. 2008. The Human Brain Evolving: A Personal Retrospective. *Annual Review of Anthropology* 37:1-19.
- Holloway RL, Broadfield DC, Yuan MS. 2003. Morphology and histology of chimpanzee primary visual striate cortex indicate that brain reorganization predated brain expansion in early hominid evolution. *The Anatomical Record Part A: Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology* 273A:594-602.
- Holloway RL, Broadfield DC, Yuan MS. 2004a. *The Human Fossil Record, volume III: Brain Endocasts*. Hoboken, New Jersey: John Wiley & Sons.
- Holloway RL, Clarke RJ, Tobias PV. 2004b. Posterior lunate sulcus in *Australopithecus africanus*: was Dart right? *Comptes Rendus Palevol* 3:287-293.

- Holloway RL, de LaCoste-Lareymondie MC. 1982. Brain endocast asymmetry in pongids and hominids: some preliminary findings on the paleontology of cerebral dominance. *American Journal of Physical Anthropology* 58:101-110.
- Holloway RL, Schoenemann PT. 2014. The occipital lobes of Neandertal brains, orbit size, and cognition: What is the evidence for Neandertal cognitive inferiority? *American Journal of Physical Anthropology* 153:143-144.
- Hublin J-J, Neubauer S, Gunz P. 2015. Brain ontogeny and life history in Pleistocene hominins. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 370.
- Jerison HJ. 1973. *Evolution of the Brain and Intelligence*. New York: Academic Press.
- Jerison HJ. 1979. Brain, body and encephalization in early primates. *Journal of Human Evolution* 8:615-635.
- Jerison HJ. 1990. Fossil Evidence on the Evolution of the Neocortex. In: Jones EG, Peters A, editors. *Comparative Structure and Evolution of Cerebral Cortex, Part I*. Boston, MA: Springer US. p 285-309.
- Jerison HJ. 1991. *Brain size and the evolution of mind*. New York, NY, US: American Museum of Natural History.
- Kaas JH. 1978. *Organization of visual cortex in primates*. New York: Plenum Press.
- Kaas JH. 2013. The evolution of the visual system in Primates. In: Werner JS, Chalupa LM, editors. *The New Visual Neurosciences*. Cambridge (Massachusetts): MIT Press.
- Kappelman J. 1996. The evolution of body mass and relative brain size in fossil hominids. *Journal of Human Evolution* 30:243-276.
- Kelava I, Lewitus E, Huttner WB. 2013. The secondary loss of gyrencephaly as an example of evolutionary phenotypical reversal. *Frontiers in neuroanatomy* 7:16.
- Kertesz A, Polk M, Black SE, Howell J. 1990. Sex, handedness, and the morphometry of cerebral asymmetries on magnetic resonance imaging. *Brain Research* 530:40-48.
- Kimbel W, H. 1984. Variation in the pattern of cranial venous sinuses and hominid phylogeny. *American Journal of Physical Anthropology* 63:243-263.
- King W. 1864. The Reputed Fossil Man of the Neanderthal. *Quarterly Journal of Science* 1:88-97.
- Klein R, G. 2003. Paleoanthropology: whither the Neanderthals? *Science* 299:1525-1527.
- Klingenberg CP. 1998. Heterochrony and allometry: the analysis of evolutionary change in ontogeny. *Biological Reviews* 73:79-123.
- Klingenberg CP. 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources* 11:353-357.
- Kranioti EF, Rosas A, García-Vargas S, Estalrich A, Bastir M, Peña-Melián Á. 2009. Remodeling Patterns of Occipital Growth: A Preliminary Report. *The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology* 292:1764-1770.
- Lalueza-Fox C, Rosas A, de la Rasilla M. 2012. Palaeogenetic research at the El Sidrón Neandertal site. *Annals of Anatomy* 194:133-137.
- Lalueza-Fox C, Rosas A, Estalrich A, Gigli E, Campos PF, García-Taberner A, García-Vargas S, Sánchez-Quinto F, Ramírez O, Civit S, Bastir M, Huguet R, Santamaría D, Gilbert P, Thomas M, Willerslev E, de la Rasilla M. 2011. Genetic evidence for patrilineal mating behavior among Neandertal groups. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108:250-253.
- Le Double A. 1903. *Traité des variations des os du crâne de l'homme et de leur signification au point de vue de l'anthropologie zoologique*. Paris: Vigot Frères.

- Le May M. 1976. Morphological cerebral asymmetries of modern man, fossil man and nonhuman primate. *Annals of the New York Academy of Sciences* 280:349-366.
- Leakey REF, Walker A. 1988. New *Australopithecus boisei* specimens from east and west Lake Turkana, Kenya. *American Journal of Physical Anthropology* 76:1-24.
- Lewitus E, Kelava I, Kalinka AT, Tomancak P, Huttner WB. 2014. An adaptive threshold in mammalian neocortical evolution. *PLoS Biol* 12:e1002000.
- Lieberman DE, McBratney BM, Krovitz G. 2002. The evolution and development of cranial form in *Homo sapiens*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 99:1134-1139.
- Linnaeus C. 1758. *Systema Naturae*, 10th ed. Stokolm: Laurenti Salvii.
- Loughna S, Sato TN. 2001. A combinatorial role of angiopoietin-1 and orphan receptor TIE1 pathways in establishing vascular polarity during angiogenesis. *Molecular cell* 7:233-239.
- MacLeod CE, Zilles K, Schleicher A, Rilling JK, Gibson KR. 2003. Expansion of the neocerebellum in Hominoidea. *Journal of Human Evolution* 44:401-429.
- Malikovic A, Vucetic B, Milisavljevic M, Tosevski J, Sazdanovic P, Milojevic B, Malobabic S. 2012. Occipital sulci of the human brain: variability and morphometry. *Anat Sci Int* 87:61-70.
- Mannu A. 1907. Il fronte dei seni della dura madre, le sue variazioni. *Internationale Monatsschrift für Anatomie und Physiologie* 24:303-359.
- Manzi G. 2003. "Epigenetic" cranial traits, Neandertals and the origin of *Homo sapiens*. *Rivista di Antropologia* 81:57-68.
- Manzi G, Gracia A, Arsuaga J-L. 2000a. Cranial discrete traits in the Middle Pleistocene humans from Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca, Spain). Does hypostosis represent any increase in "ontogenetic stress" along the Neanderthal lineage? *Journal of Human Evolution* 38:425-446.
- Manzi G, Saracino B, Bruner E, Passarello P. 2000b. Geometric morphometric analysis of mid-sagittal cranial profiles in Neandertals, modern humans, and their ancestors. *Rivista di Antropologia* 78:193-204.
- Manzi G, Vienna A, Hauser G. 1996. Developmental stress and cranial hypostosis by epigenetic trait occurrence and distribution: an exploratory study on the Italian Neandertals. *Journal of Human Evolution* 30:511-527.
- Marsot-Dupuch K, Gayet-Delacroix M, Elmaleh-Bergès M, Bonneville F, Lasjaunias P. 2001. The Petrosquamosal Sinus: CT and MR Findings of a Rare Emissary Vein. *American Journal of Neuroradiology* 22:1186-1193.
- Masters M, Bruner E, Queer S, Traynor S, Senjem J. 2015. Analysis of the volumetric relationship among human ocular, orbital and fronto-occipital cortical morphology. *Journal of Anatomy* 227:460-473.
- Masters MP. 2012. Relative size of the eye and orbit: An evolutionary and craniofacial constraint model for examining the etiology and disparate incidence of juvenile-onset myopia in humans. *Medical hypotheses* 78:649-656.
- Matsushima T, Rhoton AL, de Oliveira E, Peace D. 1983. Microsurgical anatomy of the veins of the posterior fossa. *Journal of Neurosurgery* 59:63-105.
- Moore K, Persaud T. 2004. *Embriología médica*. 7ª ed. Madrid.
- Neubauer S, Gunz P, Hublin J-J. 2010. Endocranial shape changes during growth in chimpanzees and humans: A morphometric analysis of unique and shared aspects. *Journal of Human Evolution* 59:555-566.

- O'Higgins P. 2000. The study of morphological variation in the hominid fossil record: biology, landmarks and geometry. *Journal of Anatomy* 197:103-120.
- Okudera T, Huang YP, Ohta T, Yokota A, Nakamura Y, Maehara F, Utsunomiya H, Uemura K, Fukasawa H. 1994. Development of posterior fossa dural sinuses, emissary veins, and jugular bulb: morphological and radiologic study. *American journal of neuroradiology* 15:1871-1883.
- Ono M, Kubik S, Abarnathey CD. 1990. *Atlas of the Cerebral Sulci*. New York: Thieme Medical Publishers.
- Padget D, H. 1956. The cranial venous system in man in reference to development, adult configuration, and relation to the arteries. *American Journal of Anatomy* 98:307-355.
- Pearce E, Bridge H. 2013. Is orbital volume associated with eyeball and visual cortex volume in humans? *Annals of Human Biology* 40:531-540.
- Pearce E, Dunbar R. 2012. Latitudinal variation in light levels drives human visual system size. *Biology Letters* 8:90-93.
- Pearce E, Stringer C, Dunbar RIM. 2013. New insights into differences in brain organization between Neanderthals and anatomically modern humans. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 280:20130168.
- Peña-Melián A, Rosas A, García-Tabernero A, Bastir M, de la Rasilla M. 2011. Paleoneurology of Two New Neandertal Occipitals from El Sidrón (Asturias, Spain) in the Context of *Homo* Endocranial Evolution. *The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology* 294:1370-1381.
- Pereira-Pedro AS, Masters M, Bruner E. 2017. Shape analysis of spatial relationships between orbito-ocular and endocranial structures in modern humans and fossil hominids. *Journal of Anatomy*:n/a-n/a.
- Pillay P, Manger PR. 2007. Order-specific quantitative patterns of cortical gyrification. *The European journal of neuroscience* 25:2705-2712.
- Poirier P, Charpy A. 1920. *Traité d'Anatomie Humaine*. Tome deuxième. Troisième fascicle. Angéiologie. 3rd ed. . Paris: Masson.
- Ponce de León MS, Bienvenu T, Akazawa T, Zollikofer CPE. 2016. Brain development is similar in Neanderthals and modern humans. *Current Biology* 26:R665-R666.
- Ponce de León MS, Golovanova L, Doronichev V, Romanova G, Akazawa T, Kondo O, Ishida H, Zollikofer CPE. 2008. Neanderthal brain size at birth provides insights into the evolution of human life history. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105:13764-13768.
- Prüfer K, Racimo F, Patterson N, Jay F, Sankararaman S, Sawyer S, Heinze A, Renaud G, Sudmant PH, de Filippo C, Li H, Mallick S, Dannemann M, Fu Q, Kircher M, Kuhlwilm M, Lachmann M, Meyer M, Ongyerth M, Siebauer M, Theunert C, Tandon A, Moorjani P, Pickrell J, Mullikin JC, Vohr SH, Green RE, Hellmann I, Johnson PLF, Blanche H, Cann H, Kitzman JO, Shendure J, Eichler EE, Lein ES, Bakken TE, Golovanova LV, Doronichev VB, Shunkov MV, Derevianko AP, Viola B, Slatkin M, Reich D, Kelso J, Pääbo S. 2013. The complete genome sequence of a Neanderthal from the Altai Mountains. *Nature* 505:43.
- Rightmire GP. 2004. Brain size and encephalization in early to Mid-Pleistocene *Homo*. *American Journal of Physical Anthropology* 124:109-123.
- Rilling J, K. 2006. Human and nonhuman primate brains: Are they allometrically scaled versions of the same design? *Evolutionary Anthropology* 15:65-77.



- Rilling JK, Insel TR. 1999. The primate neocortex in comparative perspective using magnetic resonance imaging. *Journal of Human Evolution* 37:191-223.
- Rilling JK, Seligman RA. 2002. A quantitative morphometric comparative analysis of the primate temporal lobe. *Journal of Human Evolution* 42:1-29.
- Ríos L, Rosas A, Estalrich A, García-Tabernero A, Bastir M, Huguet R, Pastor F, Sanchís-Gimeno JA, de la Rasilla M. 2015. Possible Further Evidence of Low Genetic Diversity in the El Sidrón (Asturias, Spain) Neandertal Group: Congenital Clefts of the Atlas. *PLoS ONE* 10:e0136550.
- Robson SL, Wood B. 2008. Hominin life history: reconstruction and evolution. *Journal of anatomy* 212:394-425.
- Rogers LJ, Andrew R. 2002. *Comparative Vertebrate Lateralization*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Rohlf FJ. 1997. tpsSPLINE. In, 1.15 ed. New York: Department of Ecology and Evolution, State University, Stony Brook.
- Rohlf FJ, Slice D. 1990. Extensions of the procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Syst Zool* 39:40-59.
- Rolls ET, Cowey A. 1970. Topography of the retina and striate cortex and its relationship to visual acuity in rhesus monkeys and squirrel monkeys. *Experimental Brain Research* 10:298-310.
- Rosas A. 2000. Human Evolution in the Last Million Years-The Atapuerca Evidence. *Acta Antropologica Sinica* 19:8-17.
- Rosas A. 2015. *Los primeros homínidos: paleontología humana*. Madrid: CSIC/Catarata
- Rosas A, Estalrich A, García-Tabernero A, Bastir M, García-Vargas S, Sánchez-Meseguer A, Huguet R, Lalueza-Fox C, Peña-Melián Á, Kranioti EF, Santamaría D, de la Rasilla M, Fortea J. 2012. Les Néandertaliens d'El Sidrón (Asturies, Espagne). Actualisation d'un nouvel échantillon. *L'anthropologie* 116:57-76.
- Rosas A, Peña-Melián A, García-Tabernero A, Bastir M, de la Rasilla M. 2013. Temporal lobe surface anatomy and the bony relieves in the middle cranial fossa. The case of the El Sidrón (Spain) Neandertal sample. In: ESHE, editor. *Proceedings of the 3rd Annual Meeting of the ESHE*. Vienna (Austria). p 192.
- Rosas A, Peña-Melián A, García-Tabernero A, Bastir M, de La Rasilla M. 2014. Temporal Lobe Sulcal Pattern and the Bony Impressions in the Middle Cranial Fossa: The Case of the El Sidrón (Spain) Neandertal Sample. *The Anatomical Record* 297:2331-2341.
- Rosas A, Peña-Melián A, García-Tabernero A, Bastir M, de la Rasilla M, Fortea J. 2008. Endocranial occipito-temporal anatomy of SD-1219 from the Neandertal El Sidrón site (Asturias, Spain). *The Anatomical Record* 291:502-512.
- Rosas A, Ríos L, Estalrich A, Liversidge H, García-Tabernero A, Huguet R, Cardoso H, Bastir M, Lalueza-Fox C, de la Rasilla M, Dean C. 2017. The growth pattern of Neandertals, reconstructed from a juvenile skeleton from El Sidrón (Spain). *Science* 357:1282-1287.
- Rosas A, Ríos L, Estalrich A, Liversidge H, García-Tabernero A, Huguet R, Cardoso H, Bastir M, Lalueza-Fox C, de la Rasilla M, Dean C. 2018. Response to Comment on "The growth pattern of Neandertals, reconstructed from a juvenile skeleton from El Sidrón (Spain)". *Science* 359:eaar3820.
- Rouvière H, Delmas A. 2005. *Anatomía Humana*. Tomo 1. Cabeza y cuello . 11ª ed. Barcelona: Masson.

- Ruff CB, Trinkaus E, Holliday TW. 1997. Body mass and encephalization in Pleistocene *Homo*. *Nature* 387:173-176.
- Sadler TW. 2012. Langman's medical embryology. 12th ed, 12th ed. Philadelphia: Lippincott Williams & Wilkins.
- San Millán Ruíz D, Fasel JHD, Gailloud P. 2002. The Petrosquamosal Venous Channel. *American Journal of Neuroradiology* 23:739-740.
- Sánchez-Quinto F, Lalueza-Fox C. 2015. Almost 20 years of Neanderthal palaeogenetics: adaptation, admixture, diversity, demography and extinction. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 370.
- Schultz AH. 1940. The size of the orbit and of the eye in primates. *American Journal of Physical Anthropology* 26:389-408.
- Semendeferi K, Damasio H. 2000. The brain and its main anatomical subdivisions in living hominoids using magnetic resonance imaging. *Journal of Human Evolution* 38:317-332.
- Semendeferi K, Damasio H, Frank R, Van Hoesen GW. 1997. The evolution of the frontal lobes: a volumetric analysis based on three-dimensional reconstructions of magnetic resonance scans of human and ape brains. *Journal of Human Evolution* 32:375-388.
- Semendeferi K, Lu A, Schenker N, Damasio H. 2002. Humans and great apes share a large frontal cortex. *Nature Neuroscience* 5:272-276.
- Sergi S. 1934. Ossicini fontanellari della regione del lambda nel cranio di Saccopastore e nei crani neandertaliani. *Rivista di Antropologia* 30:101-112.
- Sherwood CC, Subiaul F, Zawidzki TW. 2008. A natural history of the human mind: tracing evolutionary changes in brain and cognition. *Journal of Anatomy* 212:426-454.
- Shultz S, Dunbar R. 2010. Encephalization is not a universal macroevolutionary phenomenon in mammals but is associated with sociality. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107:21582-21586.
- Singh M, Nagashima M, Inoue Y. 2004. Anatomical variations of occipital bone impressions for dural venous sinuses around the torcular Herophili, with special reference to the consideration of clinical significance. *Surgical and Radiologic Anatomy* 26:480-487.
- Smaers JB, Soligo C. 2013. Brain reorganization, not relative brain size, primarily characterizes anthropoid brain evolution. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 280:20130269.
- Smith GE. 1927. The evolution of Man: Essays, second ed., 2nd ed. London: Oxford University Press.
- Stevens CF. 2001. An evolutionary scaling law for the primate visual system and its basis in cortical function. *Nature* 411:193-195.
- Streeter GL. 1915. The Development of the Venous Sinuses of the Dura Mater in the Human Embryo. *The American Journal of Anatomy* 18:145-178.
- Streeter GL. 1918. The developmental alterations in the vascular system of the brain of the human embryo. *Contributions to Embryology* 8:5-30.
- Testut L. 1911. *Traité d'Anatomie Humaine. Tome premier. Ostéologie-Arthrologie-Myologie*, 6th ed. Paris: Octave-Doin et fils.
- Testut L. 1921. *Traité d'Anatomie Humaine. Tome deuxième. Angéiologie-Système nerveux central*, 7th ed. Paris: Gaston-Doin.

- Tobias PV. 1967. Olduvai Gorge, Vol. 2: The Cranium and Maxillary Dentition of *Australopithecus* (*Zinjanthropus*) *Boisei*. In: Olduvai Gorge, 2015/01/02 ed. Cambridge: Cambridge University Press. p 60-60.
- Tobias PV. 1971. The brain in hominid evolution New York: Columbia University Press.
- Tobias PV, Falk D. 1988. Evidence for a dual pattern of cranial venous sinuses on the endocranial cast of Taung (*Australopithecus africanus*). *American Journal of Physical Anthropology* 76:309-312.
- Toga AW, Thompson PM. 2003. Mapping Brain Asymmetry. *Nature Reviews Neuroscience* 4:37-48.
- Traynor S, Gurtov AN, Senjem JH, Hawks J. 2015. Assessing eye orbits as predictors of Neandertal group size. *American Journal of Physical Anthropology* 157:680-683.
- Walker AC, Leakey REF. 1988. The evolution of *Australopithecus boisei*. In: *Evolutionary History of the 'Robust' Australopithecines* New York: Aldine de Gruyter. p 247-258.
- Weaver AH. 2005. Reciprocal evolution of the cerebellum and neocortex in fossil humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102:3576-3580.
- Weber GW. 2001. Virtual Anthropology (VA): A Call for Glasnost in Paleoanthropology. *The Anatomical Record (New Anat)* 265:193-201.
- Weber GW, Bookstein FL. 2011. *Virtual Anthropology - A Guide to a New Interdisciplinary Field*. . Wien, New York.: Springer Verlag.
- Weber GW, Recheis W, Scholze T, Seidler H. 1998. Virtual Anthropology (VA): Methodological Aspects of Linear and Volume Measurements - First Results. *Coll Antropol* 22:575-583.
- Whiting BA, Barton RA. 2003. The evolution of the cortico-cerebellar complex in primates: anatomical connections predict patterns of correlated evolution. *Journal of Human Evolution* 44:3-10.
- Woodhall B. 1936. Variations of the cranial venous sinuses in the region of the torcular herophili. *Archives of Surgery* 33:297-314.
- Woodhall B. 1939. Anatomy of the cranial blood sinuses with particular reference to the lateral. *The Laryngoscope* 49:966-1010.
- Wynn T. 2002. Archaeology and cognitive evolution. *Behavioral and Brain Sciences* 25:389-402; discussion 403-338.
- Wynn T, Overmann K, Coolidge F. 2016. The false dichotomy: a refutation of the Neandertal indistinguishability claim. *Journal of anthropological sciences = Rivista di antropologia : JASS* 94:201-221.
- Yan T, Jin F, Wu J. 2009. Correlated Size Variations Measured in Human Visual Cortex V1/V2/V3 with Functional MRI. In: Zhong N, Li K, Lu S, Chen L, editors. *Brain Informatics: International Conference, BI 2009 Beijing, China, October 22-24, 2009 Proceedings*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg. p 36-44.
- Zelditch ML, Swiderski DL, Sheets DH, Fink WL. 2004. *Geometric Morphometrics for biologists: a primer*. New York: Elsevier Academic Press.
- Zilles K, Armstrong E, Moser KH, Schleicher A, Stephan H. 1989. Gyrification in the cerebral cortex of primates. *Brain, behavior and evolution* 34:143-150.
- Zilles K, Armstrong E, Schleicher A, Kretschmann HJ. 1988. The human pattern of gyrification in the cerebral cortex. *Anatomy and embryology* 179:173-179.
- Zilles K, Palomero-Gallagher N, Amunts K. 2013. Development of cortical folding during evolution and ontogeny. *Trends in Neurosciences* 36:275-284.

- Zollikofer CPE, Ponce de Leon MS. 2005. Virtual Reconstruction. A Primer in Computer-Assisted Paleontology and Biomedicine, 1st ed. Hoboken, New Jersey: John Wiley & Sons.
- Zollikofer CPE, Ponce de León MS, D. MR, Stucki P. 1995. Neanderthal computer skulls. *Nature* 375:283-285.
- Zollikofer CPE, Ponce de León MS, Martin RD. 1998. Computer-Assisted Paleoanthropology. *Evolutionary Anthropology* 6:41-54.